

Charles S. Minot
Boston
Mass.



Charles Sedgwick Minot.



ARBEITEN

AUS DEM

ZOOLOGISCH-ZOOTOMISCHEN INSTITUT

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN

VON

Prof. Dr. CARL SEMPER.

DRITTER BAND.

MIT 21 TAFELN.

HAMBURG.
W. MAUKE SÖHNE.
vorm. PERTHES-BESSER & MAUKE.
1876—77.

Inhalt des dritten Bandes.

Das Urogenitalsystem der Amphibien.

Von

Dr. J. W. SPENGEL.

I. Theil.

Der anatomische Bau des Urogenitalsystems.

Ich übergebe hiemit der Oeffentlichkeit den ersten Abschnitt einer umfassenden Untersuchung, die ich seit etwa zwei Jahren an dem zoologisch-zootomischen Institut der Universität Würzburg über den Bau und die Entwicklung der Urogenitalorgane bei den Amphibien angestellt habe. Durch die etwa gleichzeitig begonnenen, jedoch früher zum Abschluss gebrachten Untersuchungen des Herrn Prof. Semper wurde mir für alle wesentlichen Punkte der Weg vorgezeichnet, den ich einzuschlagen hatte. Aber nicht nur in dieser Weise, sondern auch durch vielfache wohlwollende Rathschläge, namentlich durch beständige Anregung zur Kritik meiner eigenen Beobachtungen, trug Herr Prof. Semper in hohem Masse dazu bei, dass ich das mir gesteckte Ziel erreichen konnte. Dafür, wie für die ausserordentliche Liberalität, mit welcher derselbe mir die Mittel zur Beschaffung des umfangreichen und zum Theil sehr kostspieligen Materials zu Gebote stellte, spreche ich ihm hiemit öffentlich meinen wärmsten Dank aus.

Bevor ich mich zur Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchung wende, muss ich einige Worte zur Erklärung der Ungleichmässigkeit, mit der die einzelnen Abschnitte behandelt worden sind, vorausschicken. Die Arbeit zerfällt naturgemäss in drei Hauptabschnitte, deren jeder eine der drei Ordnungen der Amphibienclasse zum Gegenstande hat. In dem ersten Capitel sind die Beobachtungen an Coecilien dargestellt. Da die Kenntnisse vom Urogenitalsystem dieser Thiere bisher nur sehr unvollständig waren, so glaubte ich, auch auf histologische Einzelheiten näher eingehen zu müssen, als dies bei den übrigen Ordnungen geschehen ist. Andrerseits musste ich wegen Mangel an lückenlosem entwicklungsgeschichtlichen Material von vornherein

auf die Hoffnung, auch für die Coecilien die Grundzüge der Ontogenie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge feststellen zu können, verzichten. Mit Rücksicht darauf schien es mir zweckmässig, die isolirten Beobachtungen, die ich an einigen jungen Thieren habe machen können, mit in die Darlegung der anatomischen Verhältnisse aufzunehmen. Für die beiden andern Ordnungen, die Urodelen und die Anuren, wird die Scheidung zwischen den anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Befunden dagegen möglichst streng durchgeführt werden. Um dies zu können, mussten allerdings eingehende Schilderungen vom histologischen Bau der Geschlechtsorgane, namentlich des Hodens und der Spermatozoen aus diesem ersten Abschnitt meiner Abhandlung weggelassen werden, da ein Verständniss dieser Verhältnisse ohne entwicklungsgeschichtliche Grundlage nicht wohl möglich ist. Für diese Capitel muss ich daher auf den zweiten Abschnitt verweisen. Man wird ferner vielleicht eingehende Beschreibungen von den Epithelien der Ausführungsgänge etc., von den Eiweissdrüsen des Eileiters, von der Verbreitung des Flimmerepithels in der Leibeshöhle und dergl. mehr vermissen. Allein da ich in erster Linie mir die Ermittlung der typischen Organisationsverhältnisse und der Grenzen, innerhalb deren dieselben sich bewegen, zur Aufgabe gestellt hatte, so würden mich diese histologischen Detailuntersuchungen zu weit von meinem eigentlichen Ziele abgelenkt haben; aus diesem Grunde habe ich nur gelegentlich gemachte Beobachtungen mitzutheilen, während ich eine consequent durchgeführte vergleichende Untersuchung dieser Verhältnisse Andern überlassen zu dürfen glaubte.

Capitel I.

Die Coecilien.

Historisches.

Die vergleichend-anatomische Untersuchung der Coecilien ist bisher in einer Weise vernachlässigt worden, welche um so weniger gerechtfertigt erscheint, als die Coecilien einerseits eine in sich vollkommen geschlossene Ordnung bilden, andrerseits in ihrer äussern Erscheinung den übrigen Amphibien so schroff gegenüber stehen, dass man sie bekanntlich lange Zeit mit den früher sogenannten beschuppten Amphibien, d. h. den Reptilien, vereinigt hat. Die älteste Arbeit, welche auf das Urogenitalsystem der Coecilien Rücksicht nimmt, sind Joh. Müllers „Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien“ [1], in welcher der 2. Abschnitt der Anatomie der Coecilien gewidmet ist. Was wir erfahren, ist allerdings wenig. „Die Nieren

---

[1]) Zeitschrift f. Physiologie, Bd. IV, Heft 2, 1832.

fanden Tiedemann und ich sehr lang, schmal, gelappt, sie liegen dicht aneinander; die Harnleiter münden in die Kloake ein. Tiedemann fand den Eierstock sehr lang und schmal und mehrere längliche Eichen enthaltend. Die sehr langen Eileiter öffnen sich in die Kloake.“ Dazu eine Abbildung nach Tiedemann (Taf. XVIII, Fig. 8), der Müller eine Reihe von Notizen und Zeichnungen zur Anatomie unsrer Thiere übergeben hatte.

Kaum eingehendere Bemerkungen liefert uns der Bonner Anatom A. F. J. C. Mayer in seinen „Analekten für vergleichende Anatomie“ nach Untersuchungen an Coecilia lumbricoidea (S. 51): „Die Hoden des Männchens sind länglich oval. Der gelbe Fettkörper desselben sehr lang. Die Ovarien des Weibchens aus vielen der Länge nach zerstreuten Körnchen bestehend.“ Seine Angaben über die Ausführungsgänge und deren Mündung weichen nicht wesentlich von denen Müllers ab. Dagegen erwähnt Mayer „zwei ganz am Ende des Unterleibes neben dem Mastdarm oder am Ende des Darmkanals gelegene, dem Penis der Schlangen analoge Körper. Sie sind 2 bis 3 Linien lang, dünn, conisch, sich nach vorwärts zuspitzend, nach dem After hin breiter oder dicker werdend. Sie liegen innerhalb der Bauchhöhle. Ihre Substanz ist gelblich weiss. Ich glaube, es sind die männlichen Ruthen.“ Schon im Jahre 1834 hatte Fitzinger auf der Naturforscher-Versammlung in Breslau ein „penisartiges Organ, das aus dem After herausgehangen“, vorgezeigt und in der Isis 1834, S. 695 beschrieben. Nach einer brieflichen Mittheilung von Bischoff an Joh. Müller [1]) dürfte es nichts als die zum After ausgestülpte „Abdominalblase“ (Harnblase) gewesen sein. Bischoff bestätigt im Uebrigen die Angaben Müllers hinsichtlich der Urogenitalorgane nach Beobachtungen an einem 1 Fuss 4 Zoll langen Weibchen von Coecilia (Siphonops) annulata. „Die Eierstöcke waren wenig entwickelt, enthielten keine deutlichen Eier. Die Eileiter endigten undeutlich oben in der Gegend des Herzens.“ Ei- und Harnleiter münden nahe bei einander an der hintern Wand der Kloake. „Die Nieren waren sehr lang, sehr schmal, undeutlich gelappt.“

Die ersten genaueren Mittheilungen, auch über histologische Verhältnisse erhalten wir 1852 von H. Rathke in seinen „Bemerkungen über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata.“ [2]). „Die Eierstöcke waren etwas über 2″ lang, der Querdurchmesser höchstens nur 1‴ dick, gerade gestreckt und durch ziemlich breite ringförmige Einschnürungen in einige auf einander folgende Stücke abgetheilt.“ [3]). Die Schilderung des histologischen Verhaltens

[1]) Müllers Archiv 1838, S. 353 ff.
[2]) Ebenda, 1852, S. 334 ff.
[3]) a. a. O. S. 350.

verschiebe ich bis zu dem betreffenden Abschnitt meiner eigenen Darstellung, wo wir zugleich Gelegenheit haben werden, die Ursache des eigenthümlichen Widerspruches zwischen der Beschreibung Rathke's und derjenigen seiner Vorgänger kennen zu lernen. „Jeder Eileiter besass an seinem vordern Ende eine spaltförmige Längsöffnung, aber keine auffallende trichterförmige Erweiterung. Vorn war seine Wand dünn und durchsichtig, weiter nach hinten wurde sie allmählich dicker, verlor ihre Durchsichtigkeit und nahm eine weisse Farbe an: noch weiter nach hinten (ungefähr am letzten Drittel des Eileiters) zeigte sie im Verhältniss zur Höhle des Organs eine beträchtliche Dicke. In dem weissgefärbten längeren Theile des Eileiters enthielt seine Wandung eine Schicht sehr nahe bei einander liegender rundlicher Drüsenbälge, die bis 0.0060'' zum Durchmesser hatten.“ [1])

Leydig endlich suchte in seinen trefflichen „anatomisch-histologischen Untersuchungen über Fische und Reptilien“ die für die übrigen Amphibien gewonnenen Resultate auch an der Coecilia annulata zu bestätigen, und so gelang es ihm, wenn auch noch mit einigem Zweifel, zuerst das richtige Verhalten zwischen der Niere und den Geschlechtsorganen auch für diese Ordnung nachzuweisen. „Die Nieren erstreckten sich durch die ganze Länge der Bauchhöhle bis zur Lungenwurzel als schmale Streifen von etwas varicösem Aussehen. Sie waren an ihrem Ende nicht breiter als an ihrem Anfang. Der Harnleiter verlief an der äussern Seite, dicht an der Niere und nachdem er letztere verlassen, biegt er etwas nach vorne, um in die Spitze der ausgezeichnet langen Kloake einzumünden.

„Der Hode war in mehrere isolirte Abtheilungen zerfallen, auf der einen Seite in sechs, auf der andern in fünf. Jede Abtheilung stellte einen 2—4''' langen und 1''' breiten cylindrischen Körper dar, alle lagen linear hintereinander, ohne dass sie zusammenhingen, sondern jeder Abschnitt war gewissermassen ein Hode für sich. Mikroskopisch untersucht bestanden sie nicht aus Schläuchen, sondern aus gestielten Blasen.

„Es liess sich aber, und das möchte besonders der Berücksichtigung werth sein, mit dem Mikroskop nach Ansäuerung und Aufhellung der Bauchfellfalte, welche zwischen dem Hoden und der Niere lag, sehen, dass von jeder Hodenabtheilung ein Gang herauskam, der quer herüberlief und in die Nierensubstanz sich verlor und ich möchte daraus für sehr wahrscheinlich halten, dass auch bei Coecilia der Ureter als Harn- und Samenleiter zugleich fungirt.“ [2])

Als Erläuterung dazu erhalten wir in dem „Lehrbuch der Histologie“

---

[1]) Müllers Archiv 1852, S. 352.

[2]) S. 84 oben citirten Werkes.

desselben Verfassers eine Abbildung des hintern Nierenendes von Coecilia annulata[1].

Das den hier zu schildernden Untersuchungen zu Grunde liegende Material setzte sich aus vier und zwanzig Exemplaren zusammen, die sich auf die verschiedenen Gattungen und Arten in folgender Weise vertheilen:

	♂	♀
Siphonops annulatus	4 ♂	2 ♀
„ mexicanus	1 „	1 „
„ indisdinctus	1 „	
„ thomensis? [2]	1 „	
Coecilia rostrata	5 „	3 „
„ lumbricoides	1 „	1 „
Epicrium glutinosum	1 „	1 „
Rhinatrema bivittatum	1 „	
Larve von Siphonops sp.		1 „

Ich verdanke dies äusserst werthvolle Material der Liberalität der Herren Hubrecht, von Kölliker, Möbius, Peters, Semper sowie der Verwaltungs-Commission des Naturhistorischen Museums in Hamburg. Allen spreche ich hiemit meinen verbindlichsten Dank aus.

Bei der Mehrzahl der untersuchten Arten erstreckt sich die ausserordentlich lange schmale Niere (Taf. I, Fig. 1 und 2, n) vom Herzen an bis an das Vorderende der oft langgestreckten Kloake (cl). Etwa im mittlern Drittel, bald etwas mehr nach vorn gerückt, bald etwas mehr nach hinten, bald auch in etwas grösserer Ausdehnung, finden sich, an ziemlich breiten, vom Mesenterium abgehenden Aufhängebändern (Mesorchium, resp. Mesovarium) jederseits die Geschlechtsorgane (Fig. 1, h, Fig. 2, o). Dieselben sitzen indessen nicht, wie bei den übrigen Amphibien, am lateralen Rande des Aufhängebandes, sondern an der ventralen Fläche desselben. Ersterer trägt die vom Vorderende der Geschlechtsorgane bis an das Hinterende der Leibeshöhle ziehenden gelbgefärbten Fettkörper (f), die also nicht wie bei den Urodelen medial, sondern lateral von den Geschlechtsdrüsen liegen (Taf. I, Fig. 1 und 2). Etwas abweichend verhält sich in beiden Geschlechtern Coecilia lumbricoides, insofern die Nieren hier nicht so weit nach vorn sich erstrecken, sondern bereits in der Gegend des Hinterendes der Leber, resp. des Vorderendes der Geschlechtsorgane enden.

---

[1]) Leydig, „Lehrbuch der Histologie", S. 460, Fig. 226 A.

[2]) Diese Art stammt von der portugiesischen Insel San Thomé, woher Barboza de Bocage einen Siphonops thomensis beschrieben hat; da mir das Jornal da Academia de Lisboa nicht zugänglich ist, so bin ich nicht im Stande, sicher anzugeben, ob obige Art wirklich mit derjenigen Barbozas identisch ist; ich setze daher ein „?" dazu.

Die Nieren.

Die Nieren liegen in Form eines, wie Leydig es bereits treffend bezeichnet hat, etwas varicösen Bandes jederseits hart am Mesenterium, nur durch die Aorta und die Hohlvene von einander getrennt, der Rückenwand der Leibeshöhle eng an. Ihre Breite ist vorn fast dieselbe wie hinten, stets aber eine sehr geringe: je nach der Grösse des Thieres 1 bis 2 mm. Das varicöse Aussehen rührt von der Zusammensetzung aus einer Reihe mehr oder minder scharf, namentlich nach Entfernung der Gefässe am medialen Rande deutlich von einander abgesetzter Knäuel von Harncanälchen her, die an Zahl sowohl wie an Länge den Wirbeln entsprechen. Bei Siphonops annulatus z. B. lässt die Niere, welche sich über 65 bis 66 Wirbel erstreckt, einige sechzig solcher Anschwellungen erkennen. Dasselbe Verhältniss ergiebt sich für ein jugendliches erst 150 mm. langes Exemplar derselben Art mit einer Nierenlänge von 100 mm. und Knäueln von etwa 1.5 mm. Bei noch jüngeren Thieren ist dasselbe so auffallend, dass man es kaum übersehen kann. Ich komme auf diese später zurück.

Die Zusammensetzung dieser Knäuel ist eine sehr complicirte. Mit Hülfe von tingirten und in Canadabalsam aufgehellten Flächenansichten, sowie Längs- und Querschnitten gelingt es indessen, ein ziemlich klares Bild von derselben zu gewinnen. Wir werden dasselbe am leichtesten verstehen wenn wir den Verlauf eines einzelnen Canales in der Richtung des Secretstromes, also ausgehend vom Malpighischen Körperchen[1]), verfolgen.

Die Malpighischen Körperchen, welche bei den Coecilien, wie dies auch von den übrigen Amphibien bekannt ist, nahe an der ventralen Nierenfläche angeordnet sind, sind meistens ziemlich kuglig, in manchen Fällen etwas ellipsoidisch. Ihr grösster Durchmesser überschreitet wohl niemals 0.25 mm. Die Bowmansche Kapsel ist von einem flachen, stets wimperlosen Epithel ausgekleidet. Der Glomerulus mit undeutlichem Umbo füllt die Kapsel in der Regel nur zum Theil aus, da er nur einen Durchmesser von 0.12 bis 0.15 mm. erreicht. Nach einer Seite — bei länglichen Körperchen nach einem der spitzen Enden — setzt sich die Kapsel nun in einen anfangs weiteren, bald jedoch sehr engen Canal fort, indem ihr Epithel an der Ausmündungsstelle ziemlich plötzlich in das polygonale Wimperepithel desselben übergeht. Jede Zelle trägt eine geringe Anzahl — häufig, wie es scheint nur eine — ausserordentlich langer Geisselhaare (0.02 — 0.03 mm.), die sich

[1]) Als „Malpighisches Körperchen" bezeichne ich nach dem Vorgange von Kölliker, Leydig, Semper und vielen Andern die Gefässschlinge sammt der Bowmanschen Kapsel.

an den Spiritusexemplaren zum Theil vortrefflich erhalten hatten und durch ihre constante Lage mit der Basis zum Malpighischen Körperchen hin, mit der Spitze von ihm abgewendet, die Richtung des Wimperstromes andeuteten. Dieses Canalstück, der sogenannte „Hals“ des Malpighischen Körperchens läuft eine längere oder kürzere Strecke an der ventralen Nierenfläche um alsdann, ehe es sich in den nächsten Abschnitt fortsetzt, seitlich einen gleichfalls wimpernden Canal aufzunehmen. Derselbe ist leicht bis zur Oberfläche der Niere zu verfolgen und breitet sich hier zu einem bald weiten, bald engen Trichter aus, dessen Mündung offen mit der Leibeshöhle communicirt. Betrachtet man einen mikroskopischen Quer- oder Längsschnitt durch einen geeigneten Theil der Niere, oder gelingt es, einen solchen Trichter gerade am Rande derselben in Profilansicht anzutreffen — ein, beiläufig gesagt, recht häufiger Fall — so sieht man, dass das auf den übrigen Theilen der Niere pflasterförmige Peritonealepithel, plötzlich seinen Charakter verändert. Die sonst in weiten Zwischenräumen angebrachten Kerne rücken eng an einander, werden grösser und namentlich höher, und nach wenigen Zwischenformen finden wir an Stelle des bekannten „Endothels“ ein schönes Cylinderepithel, deren Zellen je eines oder wenige lange Geisselhaare tragen. Das Gebiet dieser Wimperzellen oder, was dasselbe sagt, die Form der Trichterscheiben, kann eine sehr verschiedene sein: bisweilen liegt die in die Tiefe führende Oeffnung in der Mitte, häufiger an einer Seite (Tafel I, Fig. 4 und 5), und dann zieht sich oftmals die Scheibe in einen langen Zipfel aus (Taf. I, Fig. 5); in vielen Fällen aber kann von einer eigentlichen Scheibe keine Rede sein, indem das Cylinderepithel sich auf einen ganz schmalen, den Trichtergrund umfassenden Saum beschränkt. Dem entsprechend kann der Trichter selbst bald als tellerförmig, bald als glockenförmig bezeichnet werden. Ohne an dieser Stelle auf eine Erörterung des morphologischen Werthes dieser Trichter einzugehen, will ich nur bemerken, dass ich dieselben im Verlauf der folgenden Darstellung „Nierentrichter“ oder, um mich dem modernen Geschmack zu fügen, „Nephrostomen“ nennen werde. Verlassen wir einstweilen jedoch diese Gebilde, um den Gang des Harncanälchens weiter zu verfolgen. Nachdem der Hals des Malpigischen Körperchens den „Trichterstiel“ aufgenommen und die beiden Wimperströme sich vereinigt haben, zieht die gemeinsame Fortsetzung beider meistens eine Strecke an der Oberfläche der Niere hin, während sie das gleiche Wimperepithel und das gleiche Lumen wie der Hals beibehält. Plötzlich ändert sich Beides: Die Wandung des nun folgenden Abschnittes des Harncanälchens setzt sich zusammen aus grossen polygonalen, wimperlosen Zellen mit grossen runden Kernen und trübem, körnchenhaltigen Protoplasma, ganz wie sie von Heidenhain

aus den entsprechenden Abschnitten der Froschniere abgebildet[1]) und beschrieben sind. Das Lumen wird gleichzeitig etwas weiter. Dieser zweite Abschnitt, der eine viel bedeutendere Länge erreicht als der vorige, senkt sich nun bald in die Tiefe, d. h. dorsalwärts, schlingt sich mehrfach hin und her, um dann meistens sich wieder der ventralen Nierenfläche zu nähern. Hier angelangt verändert er abermals sein Epithel: der nun folgende Abschnitt ist, wie bei den Fröschen nach Heidenhains Beschreibung, nur sehrkurz und wie der erste Abschnitt — Hals und Trichterstiel — mit Geisselzellen ausgekleidet, deren Cilien stets mit ihrem freien Ende in der Richtung nach dem Ausführungsgange hin liegen. Der sich daran anschliessende vierte Abschnitt endlich zeichnet sich vor dem vorigen durch ein weiteres Lumen und ein ziemlich kleinzelliges wimperloses Epithel aus: er entspricht demjenigen Abschnitt der Harncanälchen der Frösche, in dem Heidenhain die Stäbchenstructur der Zellen gefunden hat. Von einer derartigen Beschaffenheit konnte ich nichts erkennen, muss indessen auch gestehen, dass ich keinen besonderen Fleiss darauf verwandt habe, mir dieselbe zur Anschauung zu bringen. Dieser Abschnitt windet sich nun, wie der zweite, in weiten Schlingen auf und ab, vor- und rückwärts, um endlich in den längs des lateralen Nierenrandes hinziehenden Harnleiter einzumünden. Ein besonderes Schaltstück, das nach der Beschaffenheit seines Epithels mit dem Harnleiter übereinstimmte, habe ich nicht gefunden. In manchen Fällen, so bei Siphonops annulatus und Epicrium, könnte es mir entgangen sein, da die Differenz zwischen dem Epithel des Harnleiters und dieses vierten Abschnittes eine sehr geringe ist; wo indessen, wie bei der Coecilia lumbricoides und Siphonops thomensis der Unterschied ein sehr deutlicher ist, kann von einer derartigen Deutung meines Befundes nicht die Rede sein.

Mit dieser Schilderung des typischen Verlaufes der Harncanälchen in der Niere ist indessen das thatsächliche Verhalten noch nicht erschöpft. Betrachtet man ein in geeigneter Weise tingirtes Nierensegment von der ventralen Fläche, so erkennt man bald, dass sowohl die Zahl der Nephrostomen als auch die der Malpighischen Körperchen eine grössere ist, und ferner trifft man, wenn man den vierten Abschnitt von seiner Mündung in den Harnleiter aus stromaufwärts verfolgt, sehr bald auf Gablungen desselben. Bei einem derart complicirten Verhalten ist es natürlich unmöglich, die einzelnen Canäle von ihrem Ursprung aus einem Malpighischen Körperchen bis zu ihrer Vereinigung zu verfolgen, und der eben geschilderte Verlauf ist in der That zunächst auch nur aus den Befunden an einzelnen durchsich-

---

[1]) R. Heidenhain. Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren. — Arch. mikr. Anat. Bd. X. S. 22 ff. Taf. II. Fig. 16 und 17, c.

tigeren Stellen erschlossen; die Untersuchung jüngerer Thiere gestattete dann später, die Richtigkeit derselben zu prüfen; doch davon weiter unten. Was ich über das Verhältniss zwischen den Trichtern und den Malpighischen Körperchen einerseits und den aus den letzteren entspringenden Harncanälchen zu einander andrerseits für die erwachsenen Coecilien sicher feststellen konnte, ist folgendes. Für die Mehrzahl der Nephrostomen ist mit Sicherheit eine Verbindung mit je einem Malpighischen Körperchen in der oben angegebenen Weise — Vereinigung eines Trichterstieles mit dem Hals — zu constatiren (Taf. II, Fig. 3, tr.). Wo dies nicht möglich ist, wie bei tr', kann man als wahrscheinlich annehmen, dass das zu dem Trichter gehörige Malpighische Körperchen durch darüber gelegene Theile dem Auge entzogen wird. Die Zahl der Trichter ist, entsprechend dem Alter des Individuums, möglicher Weise aber auch nach den Gattungen und Arten, eine verschiedene, oftmals ausserordentlich grosse: so zähle ich z. B. in manchen Segmenten der Niere eines Epicrium glutinosum bis zu zwanzig Trichtern, so dass die Gesammtzahl der Nephrostomen bei etwa 60 Segmenten in jeder Niere nahe an Tausend oder gar darüber betragen mag. Einzelne Segmente, nämlich die vordersten, zeichnen sich durch den Besitz nur eines Trichters und eines Malpighischen Körperchens aus; doch scheint dies Verhalten nur als Ausnahme zu betrachten zu sein. Bei dem eben erwähnten Epicrium zeigte sich dasselbe nur an der linken Niere (welcher das in Fig. 4 abgebildete Nephrostom entnommen ist), während in der rechten auch die vordern Segmente wesentlich wie die hintern gebildet waren. Einen Trichter und ein Malpighisches Körperchen in jedem Segment fand ich ferner im vordern Abschnitt der Niere von Siphonops mexicanus. Die betreffenden Segmente zeichneten sich ausserdem noch dadurch aus, dass die Trichterstiele eine ungewöhnliche Länge erreicht hatten und weit auf das Halteband des Müllerschen Ganges hinaufgewachsen waren (Taf. I, Fig. 8. tr). Wie sich in der ausgebildeten Niere die Harncanälchen zu einander verhalten, ob jedem Malpighischen Körperchen ein Harncanälchen mit allen vier typischen Abschnitten entspringt, und ob erst im vierten Abschnitt die Vereinigung Aller zu einem gemeinsamen „Sammelrohr" stattfindet, vermag ich nicht zu sagen: in der Mehrzahl der Fälle liess sich der Hals in einen typisch entwickelten zweiten Abschnitt mit granulirten Zellen verfolgen.

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die Niere von Coecilia lumbricoides. Wie bereits oben erwähnt[1], zieht dieselbe nur durch einen Theil der Leibeshöhle, etwa bis ans Hinterende der Leber. Weiter nach vorn haben sich indessen noch Spuren von ihr erhalten: von Strecke zu Strecke, in nicht ganz regelmässigen Abständen, findet man bei mikroskopischer Untersuchung dem Peritoneum eingestreut kleine Knötchen, die nach hinten

zu bis an die normal entwickelte Niere zu verfolgen sind; je weiter nach vorn, desto mehr reducirt erscheinen sie. Anfangs lassen sie noch ein Malpighisches Körperchen und gewundene Canäle erkennen; bald verschwinden die ersteren und schliesslich findet man nur noch winzige Zellhaufen oder Cysten, die man leicht mit den Knötchen der Nebennieren verwechseln könnte, wenn sie sich nicht durch die später näher zu schildernden Beziehungen zum Harnleiter und zu den Ausführungswegen der Geschlechtsorgane deutlich als Rudimente der Nieren selbst zu erkennen gäben. Die vordere Grenze dieser Gebilde vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben, da das Beobachtungsobject sich in nicht ganz befriedigendem Erhaltungszustande befand, namentlich sich den angewandten Tinctionsmitteln sehr unzugänglich zeigte.

Den auffallendsten Befund, der uns zu verschiedenen Erwägungen veranlasst, bilden wohl die Nephrostomen. Nach dem, was durch Semper, Balfour und Schultz [1]) im vergangenen Jahr über die Entwicklung der Selachierniere bekannt geworden ist, drängt sich uns zunächst ein Vergleich zwischen den Nephrostomen der Coecilienniere und den „Segmentaltrichtern“ der Plagiostomen auf. Es ist durch die genannten Autoren übereinstimmend festgestellt, „dass die Niere der Plagiostomen zuerst auftritt in Form mehr oder minder weiter isolirter Schläuche, welche von einer ganz bestimmten Stelle des Peritonealepithels oder Keimepithels her in das Mesoderm von innen nach aussen eingestülpt werden. Diese Schläuche treten nur im Bereiche der Leibeshöhle auf, und immer den einzelnen Segmenten dem Abstand nach entsprechend.“ [2]) Bei einer grossen Anzahl von Haiarten bleibt, wie durch Sempers Beobachtungen festgestellt worden ist, diese primäre Verbindung der segmentalen Nierenanlagen in Form von mannichfach gestalteten „Segmentaltrichtern“, auch beim erwachsenen Thiere, bestehen [3]). Sie sind mit Wimperepithel ausgekleidet, und ihre Stiele, die „Segmentalgänge“, stehen wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien, mit Malpighischen Körperchen in directem Zusammenhang [4]). Bei einem Vergleich dieser Beobachtungen

---

[1]) C. Semper. Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen — Diese Zeitschrift Bd. II. S. 25 ff. — C. Semper. Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. — Ebenda, S. 195 ff. — Im Folgenden citirt als: „Urogenitalsystem.“ — F. M. Balfour. A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes. — Quart. Journ. Microsc. Sc. N. S. No. LVI. October, 1874, p. 323 ff. — A. Schultz. Segmentalorgane bei Rochen. — Medic. Centralblatt, 1874, No. 51.

[2]) Semper, Urogenitalsystem. S. 296.

[3]) Semper. Urogenitalsystem, S. 199 ff.

[4]) Semper. Urogenitalsystem, S. 303 ff. S. 395.

mit den eben von mir mitgetheilten springt sofort ein bedeutender Unterschied in die Augen: bei den Plagiostomen entspricht die Zahl der Trichter der Zahl der Wirbel, während bei den Coecilien, wie wir gesehen haben, die ersten ausserordentlich viel zahlreicher sind. Einige Befunde deuten indessen in unverkennbarer Weise darauf hin, dass wir es bei den Letzteren mit einer Modification eines ursprünglich einfacheren Verhaltens durch secundäre Wachsthumsvorgänge zu thun haben. Wird die ursprüngliche segmentale Anlage auch der Coecilienniere uns durch die oft sehr deutliche Gliederung der äusseren Form des Organs sehr wahrscheinlich, so deutet sowohl die Einzahl der Trichter und Malpighischen Körperchen im vordersten Nierenabschnitt als auch die Einzahl der Sammelröhren in einem Segment in derselben Richtung. Zur Gewissheit aber wird diese Vermuthung durch eine Untersuchung jüngerer Thiere, deren Resultate ich schon an dieser Stelle mittheilen will, da mir begreiflicher Weise nicht zusammenhängende Entwicklungsreihen von Coecilien vorgelegen haben, und ich in Folge dessen auf eine specielle Darstellung der ontogenetischen Vorgänge bei dieser Ordnung im entwicklungsgeschichtlichen Theil meiner Arbeit verzichten muss. Das mir vorliegende Material bestand in einer 55 mm. langen, jederseits mit einem kleinen Kiemenloch versehenen Larve von Siphonops sp., die ich der Güte des Herrn Geh. Rath Prof. Dr. von Kölliker verdanke, und einer Reihe von jungen Individuen von Coecilia rostrata, darunter eines von 40 mm. und eines von 65 mm. Länge, die mir mit ausserordentlicher Liberalität von ihrem Sammler, Herrn Prof. Möbius, zur Untersuchung überlassen worden ist. Schon tingirte Flächenansichten von Nieren etwas älterer Thiere — 100 bis 150 mm. — liessen eine Abnahme in der Zahl der Nephrostomen und Malpighischen Körperchen wahrnehmen, und bei den kleinsten Thieren fand sich in jedem der hier äusserst deutlich hervortretenden, der Zahl nach ganz mit den Wirbeln übereinstimmenden Segmente, nur noch ein Trichter und ein Malpighisches Körperchen. Am klarsten war dies Verhältniss bei der Syphonopslarve zu erkennen, da hier die Harncanälchen etwas lockerer angeordnet waren, als bei Coecilia. In Fig. 7, Taf. I. habe ich ein solches Segment abgebildet; es wurde bei etwa 100facher Vergrösserung mit der Camera lucida gezeichnet und das Bild, nachdem der Zusammenhang der einzelnen Abschnitte des Harncanälchens bei etwa 300facher Vergrösserung aufs sorgfältigste verfolgt war, nachträglich um die Hälfte verkleinert. Der aus dem, wie in der Mehrzahl der übrigen Segmente, nach hinten gerichteten Trichter (tr), den wir jetzt als Segmentaltrichter bezeichnen können, hervorgehende Trichterstiel nimmt bald den Hals (1) des Malpighischen Körperchens (mk) auf; die gemeinsame Fortsetzung beider geht nach kurzem Verlauf in den zweiten Canalabschnitt (2), der schon die charakteristischen

trüben Zellen mit grossem runden Kern besitzt, über; dieser biegt sich an die dorsale Seite der Niere, zieht hier nach vorn und wieder nach hinten, vollführt dann eine kurze Schlinge und tritt am lateralen Nierenrande wieder an die ventrale Fläche, um alsbald in den engen dritten Abschnitt (3), der wieder mit Wimperepithel ausgekleidet ist, überzugehen; der vierte (4), wieder etwas dickere Abschnitt endlich, schlingt sich wiederholt hin und her und mündet endlich in den am lateralen Rande gelegenen Harnleiter (lg). Letzterer, mit einem sehr blassen Epithel ausgekleidet, war in der vordern Nierenhälfte, der das geschilderte Segment entnommen ist, nur schwer zu erkennen; er ist deshalb auch in der Abbildung mit etwas blassen Linien dargestellt. Neben dem Harnleiter verläuft als schmaler Zellstrang, in dem auf Querschnitten noch kein Lumen zu erkennen war, der Müllersche Gang (mg), dessen Verhalten am Vorder- und Hinterende später näher zu schildern sein wird. Nicht nur die Reihenfolge der Canalstücke, die, wie man sieht, vollständig mit derjenigen in der ausgebildeten Niere übereinstimmt, so dass der Befund an dem jungen Thier als Bestätigung für die Richtigkeit des oben beschriebenen aus Schnitten construirten Bildes dienen kann, sondern auch ihr Verlauf ist in allen Segmenten typisch derselbe, eine Thatsache, die auf constante, höchst complicirte Wachsthumsgesetze schliessen lässt.

Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dass die Niere der Coecilien ursprünglich eine streng segmentale Anlage zeigt, indem auf je einen Wirbel ein typisch entwickeltes „Segmentalorgan“ mit e i n e m „Segmentaltrichter“, e i n e m Malpighischen Körperchen, einem vielfach verschlungenen drüsigen Abschnitt und e i n e m Ausführungsgang besteht. Die in der Niere des erwachsenen Thieres erkennbare Gliederung des Organs ist als ein Ausdruck dieser wirklichen Segmentirung anzusehen. Die Vielzahl der Trichter ist die Folge von secundären Wachsthumsvorgängen; nur ein Trichter in jedem Segment, der primäre, verdient den Namen „Segmentaltrichter“. Wie die übrigen und wie die secundären Malpighischen Körperchen entstehen, ob durch nachträgliche Einstülpungen vom Peritonealepithel oder durch Theilung der primären Trichter und nachfolgende Spaltung des Harncanälchens oder endlich durch Knospung von einem Punkte des letzteren aus, habe ich nicht ermitteln können. Es wird dazu der Untersuchung frischen und reicheren Materiales bedürfen.

Die Modificationen des Baues, die durch die Beziehung der Niere zu den Geschlechtsorganen bedingt sind, werden wir bei Besprechung dieser betrachten, und ich wende mich zunächst zu einer Schilderung der Ausführungsgänge der Niere, zunächst des

Harnleiters.

Selbst bei den jüngsten Thieren, die ich untersucht habe, war schon eine vollständige Trennung des primären Urnierenganges in zwei Gänge eingetreten, von denen der laterale oder Müllersche Gang beim Weibchen den Eileiter, beim Männchen eine Art uterus masculinus darstellt, während der mediale als Ausführungsgang der Niere, d. h. als Harnleiter fungirt. Ich bezeichne den letzteren im Anschluss an Sempers Beschreibung des Urogenitalsystems der Plagiostomen nicht, wie sonst üblich, als Wolffschen, sondern als Leydigschen Gang[1]). Die Gründe, die mich dazu bestimmen, sind folgende. Nach den mir von andern Amphibien vorliegenden Beobachtungen entsteht der Harnleiter in dieser Thierclasse wie bei den Selachiern durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Abspaltung an der medialen Seite von dem einfachen Urnierengang[2]). Auf eine nähere Schilderung dieses Vorganges habe ich natürlich an dieser Stelle nicht einzugehen, sondern verweise in dieser Beziehung auf den entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt dieser Abhandlung. Da hiernach die vollständige Homologie dieser Gänge bei Selachiern und Amphibien feststeht, während dem morphologischen Vergleich des Leydigschen Ganges der Anamnia mit dem Wolffschen Gange der Amnioten bisher nur eine Vermuthung zu Grunde gelegt worden ist, so ziehe ich es vor, mich hinsichtlich der Nomenclatur zunächst wesentlich an die für die Selachier von Semper begründete zu halten, und werde also im Verlauf meiner Darstellung den medialen Canal als Leydigschen Gang bezeichnen. Für den lateralen behalte ich mit Semper den Namen Müllerschen Gang bei. Die Bezeichnung „Harnleiter", welche Semper allein für einen gesonderten Ausführungsgang des hintern Nierenabschnittes der Selachierniere gebraucht[3]), wende ich in einem allgemeineren Sinne, entsprechend seiner buchstäblichen Bedeutung, für den Ausführungsgang der ganzen Niere an.

Das anatomische Verhalten des Leydigschen Ganges oder Harnleiters ist bei allen von mir untersuchten Coecilien in beiden Geschlechtern dasselbe. Derselbe beginnt im vordersten Nierensegment, in dessen Sammelrohr er bogenförmig übergeht, so dass er als eine unmittelbare Fortsetzung des letzteren erscheint. Er verläuft dann, in der Regel zum grossen Theil von den Nierensegmenten, an deren dorsaler Seite er liegt, verdeckt, unter allmählicher Dickenzunahme bis an die Kloake, an deren dorsaler Wand er, getrennt sowohl von dem gleichseitigen Müllerschen Gang als auch von dem

---

[1]) Semper, Urogenitalsystem, S. 279 ff.

[2]) Ebenda, S. 310 ff.

[3]) Ebenda, S. 327 ff.

Harnleiter der andern Seite, ausmündet. Aus jedem Nierensegment nimmt er, wie aus der obigen Schilderung derselben sich ergiebt, ein Sammelrohr auf.

Auch in der histologischen Zusammensetzung seiner Wandungen zeigen sich keine sehr erheblichen Differenzen, weder zwischen den beiden Geschlechtern noch zwischen den verschiedenen Gattungen und Arten. Bei den untersuchten Weibchen fand ich den Leydigschen Gang stets von einem einschichtigen, wimperlosen Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Zellen höchstens doppelt so hoch als breit waren: der Höhendurchmesser betrug durchschnittlich 0.02 mm., der Breitendurchmesser 0.01 mm. Ganz übereinstimmend verhalten sich die Männchen der meisten Arten. Nur bei Coecilia lumbricoides ♂ und Siphonops thomensis ♂ finde ich ein viel höheres Epithel, bei dem der Höhendurchmesser der Zellen (0.034 mm.) den Breitendurchmesser (0.006 — 0.008 mm.) um mehr alsdas vier- bis fünffacheübertrifft. In beiden Fällen tragen die Zellen einen deutlichen Wimperbesatz (Wimperlänge 0.008 mm.). Bei der letzteren Art liegen an der Basis dieser Cylinderzellen, zwischen sie eingekeilt, kürzere, rundkernige Zellen. Bei Coecilia lumbricoides, bei der eine Reduction des vorderen Abschnittes der Niere stattfindet, erfährt auch der Leydigsche Gang eine Rückbildung: er zerfällt in eine Reihe bald längerer, bald kürzerer, vorn wie hinten blind endigender Schläuche oder Cysten, welche mit den Canälen der rudimentären Nierenknäuel nicht mehr in Verbindung zu stehen scheinen.

So einfach das Verhalten der Leydigschen Gänge ist, so ausserordentlich mannichfaltig ist das der

Müllerschen Gänge.

Ich schildere dasselbe zunächst beim Weibchen. Hier fungiren die Müllerschen Gänge bei den Coecilien wie bei allen übrigen Amphibien als Eileiter. Keines der von mir untersuchten Thiere scheint sich zur Zeit seines Todes in der Brunst befunden zu haben: überall verläuft der Eileiter von der Gegend des Vorderendes der Niere ohne jegliche Schlängelung als ein fast drehrunder, dickwandiger Canal am lateralen Nierenrande bis an die Kloake hinab. Das Mesenterium, durch das er mit der Niere zusammenhängt, ist sehr schmal. Vorn, wo seine Wandung dünner wird, mündet er mit einem nicht sehr weiten Ostium (Trichter) in die Leibeshöhle. Während bei Urodelen und Anuren bekanntlich die Tubentrichter weit vom Vorderende der Niere entfernt, beiderseits neben den Lungenwurzeln liegen, bleiben dieselben bei den Coecilien immer nahe an der Niere liegen, ja diese zieht

bisweilen sogar einige Millimeter über dieselben hinaus nach vorn. Bei Coecilia lumbricoides findet sich der Tubentrichter weit nach hinten gerückt, bis in die Gegend des Vorderendes des Ovariums; seine nach vorn und hinten zipfelförmig ausgezogenen Ränder bilden einen langen, lateralwärts schauenden, spaltförmigen Eingang. An dem Epithel, das den Tubentrichter auskleidet und ohne scharfe Grenze in das Peritonealepithel übergeht, konnte ich keine Wimperhaare erkennen; doch bin ich geneigt, die Ursache dieses negativen Befundes dem Erhaltungszustand zuzuschreiben. Eine genauere Untersuchung der Verbreitung des Wimperepithels in der Leibeshöhle wird nur am frischen Thier ausgeführt werden können. Die Eileiter münden getrennt von einander und von den Harnleitern in die Kloake, wie es bereits Bischoff richtig angegeben hat [1]). Bei Epicrium glutinosum ♀ besitzen sie (Taf. I, Fig. 15) ein im Verhältniss zur Dicke der Wandung geringes Lumen, in das von jener aus zahlreiche feine, nicht ganz regelmässig verlaufende Längsfalten einspringen. Diese sind von einem einschichtigen wimperlosen Cylinderepithel überzogen. Von einer Differenzirung des letzteren zu Drüsen habe ich in keinem Abschnitt des Eileiters eine Spur gefunden. Die Wandung besteht aus einem mächtigen bindegewebigen Stroma mit glatten Ring- und Radiärmuskelfasern. An der Peripherie findet sich stellenweise etwas Pigment. Siphonops annulatus ♀ unterscheidet sich nur in unwesentlichen Punkten: es ist das Lumen weiter, das bindegewebige Stroma weniger dick; glatte Muskelfasern waren darin bei dem nicht vollkommen befriedigenden Erhaltungszustande des vorliegenden Exemplares nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Das die Längsfalten überziehende Epithel besteht aus sehr hohen wimperlosen Cylinderzellen (Höhe derselben bis 0.04 mm). mit langgestreckten Kernen. Die untersuchten Exemplare von Coecilia rostrata waren sämmtlich noch ziemlich jung: doch liessen sich Längsfalten auch hier bereits in grosser Entwicklung erkennen; sie wurden von einem nicht sehr hohen Cylinderepithel überzogen.

Ausserordentlich mannichfache Ausbildungsformen zeigt der Müllersche Gang der Männchen. Wie bei den Weibchen verläuft er vom Vorderende der Niere, wo er in verschiedener Weise endet, vollständig vom Harnleiter getrennt lateral von diesem bis ans Hinterende der Niere, wendet sich, wie der Harnleiter — entsprechend gewissen Einrichtungen an der Kloake, die wir weiter unten zu besprechen haben werden — wieder nach vorn (Taf. I. Fig. 1, Taf. II. Fig. 44, 46, 47 mg) und mündet neben dem Harnleiter in die Kloake. Von der Regel, dass die kloakalen Enden der Müllerschen und Leydigschen Gänge bei allen männlichen Coecilien getrennt sind, macht

[1]) Müllers Archiv 1838, S. 353.

Coecilia rostrata eine, indessen nur scheinbare Ausnahme. Hier münden diese Gänge nicht direct in die Kloake, sondern jederseits in einen mit dieser in Zusammenhang stehenden Blindsack. Legt nun aber schon die histologische Uebereinstimmung des den letzteren auskleidenden Epithels mit demjenigen der Kloake, ferner die Thatsache, dass keiner von beiden Gängen die geradlinige Fortsetzung dieses Sackes darstellt, sondern beide seitlich mit isolirten Oeffnungen in denselben einmünden, den Gedanken nahe, dass wir in diesem Blindsacke nicht das gemeinsame Endstück der beiden Gänge, also etwa einen ungetheilten Rest des primären Urnierenganges zu sehen haben, so wird diese Vermuthung dadurch zur Gewissheit, dass bei jungen Thieren die Oeffnungen des Müllerschen und Leydigschen Ganges wie bei den übrigen Arten in der Kloakenwand selbst liegen.

Das Vorderende verhält sich, wie bereits erwähnt, bei den verschiedenen Arten, vielleicht sogar bei einzelnen Individuen derselben Art verschieden. Während sich bei Siphonops annulatus, bei Coecilia rostrata und vielleicht auch bei Epicrium glutinosum eine offne, spaltförmige Communication mit der Leibeshöhle fin(detan derselben Stelle, wo im weiblichen Geschlecht das Ostium tubae liegt), endet der Müllersche Gang bei Siphonops mexicanus ♂ blind, mit abgerundeter Spitze. Bei Siphonops thomensis findet schon in der Gegend des sechsten oder siebenten Nierensegmentes eine Unterbrechung der Continuität des Ganges statt: das Vorderstück verliert bald sein Lumen und verschwindet endlich, ohne dass sich eine scharfe Grenze erkennen liesse. Ebenso verhält sich Coecilia lumbricoides, nur liegt hier entspechend dem rudimentären Zustande des vordern Nierenabschnittes, das Ende erheblich weiter nach hinten: ich kann den Kanal nicht bis zu den vordersten losgelösten Stücken des Leydigschen Ganges verfolgen.

Längs der vordern zwei Drittel der Niere stellt der Müllersche Gang einen sehr dünnen, oftmals streckenweise an der dorsalen Seite jener gelegenen Canal dar, der mit einem einfachen, niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet ist. Weiter nach hinten zu verdickt er sich ziemlich plötzlich ganz ausserordentlich und entwickelt in seiner Wandung mächtige, complicirt gebaute Drüsen. Bei Epicrium glutinosum gewinnen diese einen solchen Grad der Ausbildung, dass Günther sich dadurch hat verführen lassen, indem er die fadenförmige Fortsetzung übersah, dieses Hinterende des Müllerschen Ganges für den Hoden, den eigentlichen Hoden für eine zweite Fettkörperreihe zu erklären[1]), ein Irrthum, der ohne Anwendung mikroskopischer Querschnitte allerdings leicht stattfinden konnte. Der Drüsenabschnitt des Müllerschen Ganges, wie ich diesen Theil im Folgenden kurz bezeichnen

[1]) Günther, „Reptiles of British India," p. 442. Ray Society, London, 1864.

will, verläuft bis ans Hinterende der Niere; hier nimmt sein Durchmesser ganz plötzlich ab, und das zum Vorderende der Kloake emporsteigende Ende besitzt wieder nur dasselbe einfache Cylinderepithel wie der vordere Abschnitt.

Die histologische Beschaffenheit dieses Drüsenabschnittes ist bei allen von mir untersuchten Arten so verschieden, dass es möglich wäre, danach dieselben zu bestimmen. Ich will möglichst kurz das Wesentlichste angeben. Ueberall kann man ein Lumen und von demselben nach der Peripherie ausstrahlende Drüsenschläuche unterscheiden. Die ersten Anfänge dieser Drüsenentwicklung finden wir bei Siphonops annulatus. Hier springen von dem dicken, den grössten Theil des Organes bildenden bindewebigen Stroma unregelmässige Längsfalten in das Lumen des Canales ein; dieselben sind von einem ziemlich niedrigen und kleinzelligen Cylinderepithel überzogen, das in verschiedenen Abständen im Grunde der von zwei Falten eingeschlossenen Thäler in kurze schlauchförmige Drüsen übergeht, deren hohe Cylinderzellen je einen deutlichen fein gekörnelten Kern besitzen. (Taf. I. Fig. 16, dr). Bei allen übrigen Arten wird das Stroma sehr erheblich gegen die Drüsenmassen reducirt und es verschwinden die Längsfalten. Das im Verhältniss zum Durchmesser des ganzen Organs sehr enge Lumen ist bei Rhinatrema bivittata (Taf. I. Fig. 18 und 18 a), Coecilia rostrata und Siphonops mexicanus mit einem niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet, das bei Siphonops indistinctus fast den Charakter eines Pflasterepithel sannimmt, während die Zellen desselben bei Epicrium glutinosum eine Höhe von 0.03 mm. erreichen. Wimperhaare finde ich hier nicht, dagegen bei Siphonops thomensis, bei Coecilia lumbricoides und bei Coecilia rostrata in deutlicher Entwicklung. Bei Rhinatrema bivittata und Siphonops mexicanus bildet dasselbe Epithel, welches das Lumen auskleidet, auch die Drüsenschläuche, welche bei der erst genannten Art am zahlreichsten, bei Coecilia rostrata, wo sich ihr Epithel nur durch den Mangel der Wimperhaare von dem des eigentlichen Lumens unterscheidet, — in Folge des jugendlichen Zustandes der untersuchten Exemplare? — am spärlichsten sind. Bei den übrigen Arten bestehen die Drüsen aus hohen — bei Siphonops thomensis zugleich sehr breiten — kleinkörnigen Cylinderzellen und kleineren verschieden angeordneten Zellen anderer Form: sowohl auf Querschnitten wie auf Längsschnitten solcher Drüsenschläuche finde ich nämlich, zwischen den grösseren Zellen eingeschlossen, scheinbar freie Kerne, theils an der Basis jener, theils in der Mitte oder auch in der Nähe ihres freien Randes. An letzterer Stelle finde ich sie namentlich deutlich in den schwach entwickelten Drüsen des linken Müllerschen Ganges von Coecilia lumbricoides (Taf. I. Fig. 20); ob diese ungleichmässige Entwick-

lung der beiderseitigen Müllerschen Gänge bei dieser Art normal oder pathologisch ist, kann ich nicht angeben, da ich nur ein Männchen zur Untersuchung hatte; die Epithelien besassen übrigens kein krankhaftes Aussehen. Der Basis der Drüsenzellen genähert finde ich diese Kerne bei Siphonops indistinctus, in verschiedener Lage, meistens jedoch in mittlerer Höhe, bei Epicrium glutinosum (Taf. I. Fig. 19, k'). Bei letzterer Art kann man ausser dem Lumen des Müllerschen Ganges und den Drüsenschläuchen noch einen Hals der Letzteren unterscheiden, dessen Wandung aus einem einfachen Cylinderepithel — ohne freie Kerne — von etwas geringerer Höhe als das des Hauptlumens besteht. Bei Siphonops thomensis, wo die Drüsenschläuche eine ungeheure Mächtigkeit besitzen, ist die Zahl derselben auf einem Querschnitt eine geringere als bei S. indistinctus; und noch zahlreicher sind dieselben bei Epicrium glutinosum, wo sie eine ausserordentliche Länge erreichen: der grösste Durchmesser des auf dem Durchschnitt nahezu kreisrunden Drüsenabschnittes beträgt hier reichlich 1.5 mm., woraus sich für einen ungekrümmt verlaufenden Drüsenschlauch eine Länge von 0.75 mm. ergiebt. Bei allen Arten verästeln sich die Drüsen peripherisch.

Ehe wir uns zur Betrachtung der Geschlechtsorgane wenden, haben wir noch einen Blick auf ein nur dem Larvenleben angehöriges Organ zu werfen, von dem indessen Ueberreste auch bei erwachsenen Coecilien sich finden können, nämlich auf das

Müllersche Knäuel.

So bezeichnet man zweckmässig mit Semper das durch Umbildung des Vorderendes des primären Urnierenganges entstandene Organ, das seit Joh. Müllers Entdeckung bei Frosch- wie Salamanderlarven bekannt ist. Es besteht für dasselbe eine sehr schwankende Nomenclatur: die älteren Autoren nennen es meistens „Wolff'sche Drüse", Wittich [1]) „Müller-Wolff'sche Drüse", Wilh. Müller [2]) „Vorniere", Götte [3]) endlich „Urniere". Auf diese Bezeichnungen, sowie auf die Entstehung und morphologische Deutung kann ich erst im entwickelungsgeschichtlichen Theil dieser Abhandlung eingehen. Für jetzt begnüge ich mich mit einer kurzen Schilderung des Knäuels, wie ich es an jungen, 65 mm. langen, männlichen Exemplaren

[1]) v. Wittich. „Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien". — Z. f. w. Z. Bd. IV. 1853, S. 128 ff.

[2]) Wilh. Müller. „Das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen". — Jen. Z. f. Nat. Bd. IX. S. 127, Taf. V. Fig. I.

[3]) Götte. „Entwickelungsgeschichte der Unke". S. 819 ff.

von Coecilia rostrata gefunden habe, bei denen allerdings schon die ersten Spuren der Rückbildung kenntlich sind. Das Knäuel hat sich bereits vom Müllerschen Gange abgelöst und ist — wenigstens an der linken Körperhälfte, aus der das Taf. II. Fig. 21 abgebildete Knäuel entnommen ist — bereits in zwei von einander isolirte Stücke zerfallen. An der rechten Seite waren die Theile dichter auf einander gepackt und ausserdem bei der Präparation etwas verletzt. Dasjenige der linken Seite bestand aus vielfach durcheinander geschlungenen Canälen, deren Zusammenhang im Einzelnen nicht verfolgt werden konnte. Die dem hinteren Abschnitt angehörigen endigten in derselben Weise, wie es nach Göttes[1]) und Wilh. Müllers[1]) Beobachtungen von dem Müllerschen Knäuel der Anuren bekannt ist, mit drei trichterförmigen Oeffnungen (tr), deren Epithel in das der Leibeshöhle überging, und, wie an einigen Stellen deutlich zu erkennen war, mit langen Geisselhaaren besetzt war. Ein vierter, ganz übereinstimmend gebauter Trichter fand sich an dem vordern losgelösten Abschnitt. Von einem diesen Oeffnungen des Knäuels gegenüberliegenden Gefässknäuel, wie es bei Anuren und Urodelen vorkommt, fand ich nichts. Bei einem 40 mm. langen Exemplar derselben Art war die Rückbildung bereits weiter vorgeschritten; bei einem Männchen von 95 mm. Länge fand ich keine Spur des Knäuels mehr. Ebenso vermisste ich dasselbe bei der Larve von Siphonops, welche die segmentale Anlage der Niere so klar zeigte. Nicht anders erging es Peters mit den durch die merkwürdigen blasenförmigen Kiemen ausgezeichneten Larven von Coecilia compressicanda: „Von Organen, welche als Wolff'sche Primordialnieren zu deuten wären, fand ich nichts vor"[2]). Dagegen zeigte ein geschlechtsreifes Männchen von Siphonops thomensis ein stattliches Rudiment des Knäuels (Taf. II. Fig. 22). Es bestand aus ziemlich unregelmässigen verästelten Schläuchen, die von einem hellen grosskernigen Epithel ausgekleidet waren. Ein Zusammenhang des Lumens derselben mit der Leibeshöhle durch trichterförmige Oeffnungen war nicht zu constatiren.

Die Geschlechtsdrüsen.

Die Geschlechtsdrüsen (Taf. I. Fig. 1 und 2) der Coecilien liegen in der Regel in der Gegend etwa des mittlern Drittels der Niere; bei den Weibchen erstrecken sie sich etwas weiter nach hinten. In beiden Geschlechtern sind sie an der ventralen Fläche eines Aufhängebandes ange-

[1]) a. a. O.

[2]) Peters. „Entwickelung der Coecilien". — Berl. Monatsbericht 1875, 19. Juli, S. 485.

bracht, das den lateral von ihnen gelegenen, sehr langgestreckten und gelappten Fettkörper mit der Wurzel des Darmmesenteriums verbindet. Sowohl die Eierstöcke als auch die Hoden beider Körperhälften sind meistens annähernd von gleicher Länge und liegen nicht, wie bei den Schlangen, hinter, sondern symmetrisch neben einander. Das Vorderende findet man stets in der Gegend des hintern Leberendes. Bis hierhin gehen auch die Fettkörper nach vorn, während sie sich hinten über das Ende der Geschlechtsorgane hinaus bis an den Anfang der Kloake fortzusetzen pflegen.

Der Eierstock.

Leider war bei keiner der vier ausgewachsenen weiblichen Coecilien, Siphonops annulatus, S. mexicanus, Coecilia lumbricoides und Epicrium glutinosum, die histologische Erhaltung des Eierstockes eine genügende. Ich kann daher nur Einiges angeben, was sich mehr auf die äussere Gestalt des Organs bezieht. Dasselbe (Taf. I. Fig. 2, o.) erscheint als ein etwas platter, an den breitesten Stellen etwa 2 mm. breiter Körper, dessen Oberfläche durch die grösseren Eier stark bucklich erscheint. Seine Länge steht nicht immer im Verhältniss zur Länge des Thieres: bei der langgestreckten Coecilia lumbricoides mass das rechte Ovarium nur 20 mm., das linke gar nur 15 mm., während bei den viel gedrungeneren Siphonops annulatus und Epicrium glutinosum die Länge der Eierstöcke 90 resp. 95 mm. betrug. Einen Hohlraum, in den die Eier hineinhängen, konnte ich erst mit Hülfe von Querschnitten finden. Die grössten Eier hatten bei Coecilia lumbricoides einen Durchmesser von 1 mm., bei Epicrium und Siphonops einen Durchmesser von 1 bis 1.5 mm. Ueber die Beschaffenheit des Dotters der Coecilieneier spricht Rathke sich in seinen „Bemerkungen über mehrere Körpertheile der Coecilia annulata“ [1]) folgendermassen aus: „Der Inhalt der Eier bestand nicht hauptsächlich aus solchen an den Ecken abgestumpften Täfelchen, wie man in den Eiern der Frösche, Kröten und Molche findet, sondern hauptsächlich aus kugelrunden Formelementen, die meistens 0.0005″, höchstens 0.0006″ zum Durchmesser hatten und wahrscheinlich in Folge der Einwirkung des Weingeistes fein granulirt erschienen. Ausserdem aber waren in den einzelnen Eiern 2 bis 8 zerstreut liegende rundliche Körper vorhanden, deren Durchmesser bis 0.0070″ betrug, und die der Hauptsache nach aus dicht gedrängt beisammenliegenden dünnen, spiessförmigen und spindelförmigen Elementen von 0.0005″ bis 0.0009″ Länge bestanden. Diese Elemente eines jeden solchen Körpers wären übrigens so geordnet, dass sie mit ihrem einen Ende der Mitte, mit dem andern der Oberfläche desselben zu-

[1]) Müllers Archiv 1852, S. 350.

gekehrt lagen. Essigsäure, Salzsäure und caustisches Kali lösten sie nicht auf.“ Sollten sich die Coecilien thatsächlich nicht nur von den übrigen Amphibien, sondern von allen übrigen Wirbelthieren in der Zusammensetzung des Dotters in so merkwürdiger Weise entfernen? Rathkes Schilderung dessen, was er gesehen hat, ist wie stets auch in diesem Falle eine durchaus zutreffende, nur bezieht sie sich, wie aus der später zu erwähnenden Beschreibung der Kloake sowohl als auch der äusseren Gestalt des Organs selbst (vergl. oben S. 3) aufs Klarste zu erweisen ist, nicht auf den Eierstock, sondern auf den Hoden: Rathke untersuchte nicht ein Weibchen, sondern ein Männchen. Es stimmt damit überein, wenn er sagt: „Im Innern liessen sie — i. e. die Ovarien — nirgends eine Höhlung bemerken, sondern schienen völlig dicht zu sein.“

Was die mikroskopische Untersuchung der Eier an den erwachsenen Thieren mir ergeben hat, ist Folgendes. Der Dotter bestand aus grossen (0.016 bis 0.023 mm.) Schollen, welche sich von denen der Frösche nur dadurch unterschieden, dass sie nicht, wie dort, viereckige Täfelchen mit abgerundeten Ecken, sondern unregelmässig gestaltete, anscheinend nicht einmal stets platte Körperchen darstellten; sie zeichneten sich im Uebrigen durch ebensolchen wachsartigen Glanz aus, zeigten auch ein gewisses Imbibitionsvermögen für Hämatoxylin, wie die Täfelchen des Froschdotters. Das meist etwas eccentrisch gelegene Keimbläschen mass bei Coecilia lumbricoides 0.15 mm., bei Epicrium glutinosum 0.08 mm., bei Siphonops annulatus 0.18 mm. im Durchmesser. Dasselbe enthielt stets eine bedeutende Anzahl von grösseren und kleineren Keimflecken, welche der Wand des Keimbläschens ansassen; ihr Durchmesser betrug bis zu 0.01 mm. Die Eier lagen in einem aus platten Zellen gebildeten Follikel; eine Darstellung der Zellgrenzen desselben gelang nicht, dagegen traten die Kerne nach Färbung mit Hämatoxylin sehr deutlich hervor. Befriedigendere Resultate lieferten nicht geschlechtsreife Exemplare von Coecilia rostrata (130 und 150 mm.). Der Eierstock erschien hier dem blossen Auge als eine Längsreihe isolirter, kaum sichtbarer weisslicher Knötchen: es waren dies die grössten Eier, von Durchmessern bis zu 0.5 mm. Sie waren wie bei den erwachsenen Thieren von einem plattzelligen Follikel umschlossen. In ihrem Innern erkannte man leicht ein etwas eccentrisch gelegenes Keimbläschen mit mehreren Keimflecken. Legt man durch denjenigen Theil eines Eierstocks, in dem sich ein solches Ei entwickelt hat, einen Querschnitt (Taf. I. Fig. 14), so findet man das Ei (ov.) sammt seinem Follikel (fo.) rings von Bindegewebe umschlossen, und an der Unterseite einem platten Hohlraum aufliegend. Von einem Zusammenhang des die Oberfläche überziehenden Peritonealepithels mit dem des Eifollikels ist keine Spur zu finden. Ein ganz anderes Bild

gewährt ein Schnitt, der durch den zwischen zwei Eiern gelegenen Abschnitt des Ovariums geführt ist (Tafel I, Fig. 13). Auch hier finden wir allerdings einen von Bindegewebe umschlossenen platten Hohlraum, aber an der ventralen Oberfläche desselben ist an Stelle des platten Peritonealepithels ein hohes Zellenlager aufgetreten, in dem wir eine Anzahl von Zellen erkennen, welche vollständig mit den von Waldeyer [1]) beim Hühnchen und später von Semper [2]) ausführlich im Keimepithel der Plagiostomen beschriebenen „Primordial- oder Ureiern“ übereinstimmen. Die Schilderung des letztgenannten Autors „sie sind wie blasig aufgetrieben, unregelmässig gekörnt und färben sich nur sehr schwach in Hämatoxylin“ [3]) gilt auch für die Kerne der Ureier des Coecilienovariums vollständig. Selbst ihr Durchmesser, der 0.011 bis 0.017 mm. beträgt, stimmt mit dem von Semper beobachteten — 0.015—0.018 mm. — nahezu überein, und ebensowenig fehlen bei unsern Thieren die schmalen Kerne, welche bei den Selachiern zwischen den Ureiern liegen. Nach beiden Seiten hin fällt diese Ureierplatte allmählich ab, um ohne scharfe Grenze in das Peritonealepithel überzugehen, aus dessen Zellen sie offenbar durch eine Umwandlung irgend welcher Art entstanden sind. Ob dies durch Verschmelzung mehrerer Zellen zu einem Urei, wie es nach Götte bei den Unken geschehen soll, odor einfach durch Auswachsen einer Zelle zu einem Urei geschieht, kann ich an dem mir zu Gebote stehenden Material für die Coecilien nicht entscheiden. Flächenansichten (Taf. I. Fig. 12) liessen nicht hinreichende Einzelheiten unterscheiden; allmähliche Uebergänge zwischen den Ureiern und typisch ausgebildeten Eiern fehlten allem Anscheine nach in den untersuchten Stadien. Querschnitte ergaben leider kein ganz befriedigendes Resultat, da die Ureierplatte sich in den meisten Präparaten ablöste und dann in der Regel sich in der Flächenansicht darbot. Ich komme im entwickelungsgeschichtlichen Abschnitt ausführlich auf die Frage nach der Eibildung zurück. Die Lagerungsbeziehungen der Ureier zu den ausgebildeten Eiern ergeben sich aus Taf. I, Fig. 11, wo die durch die Eier (ov.) in eine Reihe einzelner Stücke zerlegte Ureierplatte (u.) durch den dunkleren Ton bezeichnet ist.

Die Hoden.

Die Hoden liegen, wie bereits erwähnt, gleich den Ovarien an der ventralen Fläche des Fettkörpermesenteriums, ihr Vorderende in der Gegend des Hinterendes der Leber (Taf. I. Figur 1.). Die Gestalt derselben kann sehr verschieden sein: bald stellen sie eine Reihe nahezu gleich grosser

---

[1]) Waldeyer, „Eierstock und Ei“, S. 137.

[2]) „Urogenitalsystem“. S. 336 ff.

[3]) a. a. O. S. 338.

isolirter Körper dar, deren jeder als ein gesonderter Hode erscheint, so bei Epicrium glutinosum und Coecilia rostrata, bald aber sind die Lücken zwischen den einzelnen Abtheilungen ganz unregelmässig, so bei Siphonops mexicanus, S. indistinctus, S. thomensis und Coecilia lumbricoides. Da hier offenbar sowohl individuelle als auch Altersverschiedenheiten betheiligt sind, so verzichte ich auf eine detaillirte Beschreibung der einzelnen Hodenformen und verweise auf die in den Fig. 1 Taf. I und Fig. 43 Taf. II abgebildeten Extreme. Das allen Gemeinsame liegt in der übereinstimmenden Beziehung der die einzelnen Abschnitte zusammensetzenden Elemente zu einem Sammelgang, der die ganze Hodenreihe durchzieht, wie die Schnur eine Perlenkette. Schon makroskopische Betrachtung eines Hodenstückes lehrt, dass dasselbe aus einer grösseren oder geringeren Anzahl kugliger, um eine Längsachse angeordneter Gebilde besteht (Taf. II. Fig. 23 und 25). Am Leichtesten übersieht man die Verhältnisse an Längsschnitten von Hoden jugendlicher Thiere; ich werde deshalb bei meiner Schilderung von einem solchen ausgehen. Fig. 25. Taf. II zeigt uns einen Längsschnitt aus der Mitte eines Hodenabschnittes von Coecilia rostrata bei schwacher Vergrösserung. Der an einem Ende eintretende Sammelgang (s) giebt an die ihn umgebenden Kapseln kurze Seitenzweige ab, und tritt am andern Ende wieder aus, um in das nächste Glied der Hodenkette einzutreten (Fig 23, Taf. II). Die Unterbrechung des Canals, welche sich in dem abgebildeten, treu nach einem Präparat gezeichneten Durchschnitte findet, rührt natürlich nur von einer geringen Krümmung desselben her, infolge deren ein Stück des Canales aus der Schnittfläche gerückt war. Bei älteren Thieren, wo sich die Zahl der Kapseln bedeutend vermehrt und der Sammelgang sich in Zusammenhang damit reicher verzweigt hat, erhält man keine so klaren Bilder. Auf dem Taf. II, Fig. 24 abgebildeten Querschnitt aus dem Hoden eines erwachsenen Epicrium glutinosum sind neun Kapseln getroffen, ein noch relativ einfaches Verhältniss. In dem die Kapseln trennenden und umhüllenden bindegewebigen Stroma erblicken wir vier Canäle, von denen drei, im Längsschnitt getroffen, sich mit einander vereinigen, während der vierte, quer durchschnittene, isolirt erscheint. Ob dieser letztere oder die gemeinsame Fortsetzung der drei Canäle den eigentlichen Sammelgang darstellt, könnte nur aus einer Vergleichung successiver Querschnitte erschlossen werden; hinsichtlich sowohl ihres Lumens als auch der Epithelauskleidung desselben bestehen zwischen dem Sammelgang und seinen Zweigen keinerlei Verschiedenheiten: sie besitzen sämmtlich ein niedriges wimperloses Cylinderepithel. An der Stelle, wo ein solcher Canal in eine Hodenkapsel übergeht, erweitert er sich ein wenig, oftmals deutlich trichterförmig, und gleichzeitig erfolgt eine eigenthümliche Veränderung seines Epithels. Zwischen den ge-

wöhnlichen Zellen mit ellipsoidischen Kernen treten einzelne auf, deren grosse, runde Kerne sich in unsern Tinctionsflüssigkeiten nur blass färben, fein gekörnelt erscheinen, ein oder mehrere ziemlich grosse Kernkörperchen besitzen, kurz alle Eigenschaften eines Ureies an sich tragen. Da indessen für einen Bestandtheil der männlichen Keimdrüse die Bezeichnung „Urei" unpassend erscheint, so acceptire ich den von Semper für die analogen Gebilde des Selachierhodens vorgeschlagenen indifferenten Namen „Vorkeim" [1]) auch für die Amphibien. Die Berechtigung dieses zunächst nur auf das gleiche Aussehen dieser Zellen bei beiden Thierclassen begründeten Vergleiches wird sich im Laufe der weiteren Darstellung ergeben.

Die Kapseln, an welche die eben beschriebenen Sammelcanäle herantreten, sind ausserordentlich complicirt gebaut. Wenn Leydig sie als „gestielte Blasen" bezeichnet [2]), so entspricht dies mehr dem oberflächlichen Eindruck als dem thatsächlichen Verhalten. Der Inhalt einer jeden solchen Kapsel besteht seiner Hauptmasse nach aus einer Substanz, über deren wahre Natur nur die Untersuchung frischer Thiere Aufschluss geben kann: sie macht mir den Eindruck, als sei sie im lebenden Thiere eine zähe schleimige Masse. An den Spirituspräparaten ist sie geronnen und ziemlich fest geworden, erscheint aber nicht, wie Schleim meistens, fein körnig, sondern eigenthümlich fasrig, ohne dass indessen dieses Aussehen durch wirkliche Fasern bedingt wäre. Es gelang mir nicht, in einer Zeichnung den Charakter dieses Schleimnetzes richtig wiederzugeben. Es füllt dasselbe die ganze Kapsel mit Ausnahme eines vor der Mündung des Sammelganges liegenden Raumes, vollständig aus. Der Gedanke, sie könne das Product des Zerfalls verbrauchter Zellballen sein, wird durch die Thatsache ausgeschlossen, dass sie sich schon in den Kapseln von ganz jungen Hoden typisch entwickelt findet, obwohl es dort noch nicht einmal zur Bildung eigentlicher Zellballen gekommen ist (Taf. II, Fig. 36.). Auf Querschnitten solcher junger Kapseln sieht man, dass die centrale Schleimmasse peripherisch von einer nicht mehr ganz einfachen Zellenschicht umgeben ist, die mit dem Epithel des Sammelganges zusammenhängt. Im Umkreise dieses Letzteren liegen die bereits oben beschriebenen Vorkeime und breiten sich von da über einen bald grösseren, bald geringeren Theil der kugligen Oberfläche der Schleimmasse aus. Zwischen ihnen liegen wie bei den Ureiern junger Ovarien schmale Kerne. In einiger Entfernung vom Sammelgang ändern sich plötzlich diese Zellen: die schmalen Kerne verschwinden — wahrscheinlich nur scheinbar, indem sie unter Vermehrung ihres Volumens den Vorkeimen ähnlich werden — und man findet

---

[1]) Semper, „Urogenitalsystem", S. 363.

[2]) Leydig, „Lehrbuch der Histologie", S. 491.

nur noch gleiche blasse Kerne mit grossen deutlichen Kernkörperchen, die sich von den Vorkeimen nur dadurch unterscheiden, dass kein sie umhüllender Protoplasmaleib sie von der Schleimmasse trennt. Ich bin indessen geneigt, anzunehmen, dass nur das gleiche optische Verhalten beider Substanzen diesen Eindruck verursacht. Diese Vorkeimkerne nun findet man in der ganzen übrigen Peripherie der Kapsel, doch häufig unterbrochen von Haufen ganz anders beschaffener Zellen, welche nicht wohl etwas Anderes sein können, als Erzeugnisse der Theilung jener Vorkeime. Sie unterscheiden sich von den Vorkeimen durch ihre etwas kleineren und sehr grob gekörnten Kerne, in denen nicht, wie bei jenen, einzelne deutliche Kernkörperchen zu erkennen sind. Weiter geht die Differenzirung des zelligen Inhalts der Hodenkapseln in diesem Entwickelungsstadium nicht: es wird repräsentirt durch eine Coecilia rostrata von 95 mm. Länge.

Die Untersuchung älterer Hoden lehrt nun zunächst, dass die zuletzt besprochenen Zellhaufen die Herde darstellen, von denen die Bildung der Spermatozoen ausgeht. Grössere Ballen dieser Zellen werden ins Innere der Hodenkapsel hineingedrängt und von der Schleimmasse umschlossen. Es sind jetzt, wie namentlich bei jugendlichen Exemplaren von Coecilia rostrata deutlich zu sehen war, echte Zellen mit einem nackten Protoplasmaleib und einem grossen runden Kern (Taf. II. Fig. 27). Der Durchmesser des ersteren, der nach der offenbar infolge amöboider Bewegungen schwankenden Gestalt variirt, beträgt bei Epicrium glutinosum durchschnittlich etwa 0.016 mm., der des Kernes 0.013 mm. Für die übrigen Arten ergaben sich nahezu dieselben Werthe. Während von der Peripherie immer neue Zellballen nachrücken, findet in den zuerst eingewanderten eine lebhafte Vermehrung und gleichzeitige Verkleinerung der Zellen statt, zunächst ohne Formveränderung: es bleiben die Zellen ziemlich kuglig mit runden grobkörnigen Kernen (Fig. 28). Erst wenn die Zellen durch fortgesetzte Theilung auf ein gewisses Mass verkleinert sind, wenn nämlich der Durchmesser ihrer Kerne nur noch 0.005 bis 0.006 mm. beträgt, beginnt eine Aenderung der Form. Mit dem Kerne streckt sich die ganze Zelle erst wenig (Fig. 29), dann immer mehr in die Länge, bis sie stäbchenförmig erscheint (Fig. 30); die Kerne erreichen bei Epicrium glutinosum eine Länge von 0.008 mm., bei Siphonops indistinctus von 0.010 mm. Während auf allen bisher geschilderten Stadien um den Kern stets eine feine Protoplasmaschicht zu erkennen gewesen ist, findet von jetzt ab auch in dieser Beziehung eine Umgestaltung statt. Die vorher meistens regellos innerhalb der von den ersten Zellballen in der Schleimmasse erzeugten Hohlräume daliegenden Zellen, beginnen sich jetzt längs der Wand regelmässig radiär zu ordnen, so dass sie mit den langen Seiten einander berühren, während sich gleichzeitig das Zellprotoplasma an dem nach der Peripherie des

Hohlraumes gerichteten Ende des Kernes anhäuft (Fig. 31). Auch dieser hat seine Beschaffenheit geändert: er ist nicht mehr körnig, sondern ganz homogen geworden. Diese Ballen von Stäbchenkernen hat offenbar Rathke vor sich gehabt; seine Beschreibung, nach der in den vermeintlichen Eiern, eben den Hodenkapseln, „2 bis 8 zerstreut liegende rundliche Körper vorhanden waren, deren Durchmesser bis 0.0070″ (= 0.183 mm.) betrug und die der Hauptsache nach aus dicht gedrängt beisammenliegenden dünnen spiessförmigen oder spindelförmigen Elementen von 0.0005″ bis 0.0009″ (0.013 bis 0.023 mm.) bestanden, welche so geordnet waren, dass sie mit ihrem einen Ende der Mitte, mit dem andern der Oberfläche des Körpers zugekehrt lagen, stimmt recht gut zu meinen Befunden, nur ist die grösste Länge der spiessförmigen Elemente, meiner Stäbchenkerne, etwas zu hoch angegeben; ich finde sie bei Siphonops annulatus, welche auch Rathkes Angaben zu Grunde liegt, nicht länger als 0.013 mm., was also etwa mit Rathkes niederster Zahl übereinstimmt. In Betreff der übrigen Arten verweise ich auf die folgende Tabelle, in welcher ich die Kerndurchmesser der Samenbildungszellen in einer Reihe verschiedener Stadien zusammengestellt habe. Die runden Kerne sind beständig in Verkleinerung begriffen unter gleichzeitig starker Vermehrung ihrer Zahl. Diese bleibt von nun an die gleiche, und die einzige Veränderung betrifft die Gestalt und histologische Structur: die Kerne der Spalte 5 sind noch körnig und allseitig von Protoplasma umgeben, die der folgenden bereits homogen geworden, und das Protoplasma ist an eines ihrer Enden gerückt.

	Vorkeimkerne	Runde Kerne			Stäbchenkerne			Spermatozoenköpfe
		a.	b.	c.	a.	b.	c.	
Epicrium glutinosum	0.0126—0.0168	0.0105—0.0126	0.0084—0.0105	0.0053—0.0063	0.0084×0.0042	0.0105×0.0027	0.0105×0.0015	0.0105×0.0015
Siphonops annulatus	0.0126—0.0147	0.0105—0.0126	0.0084	0.0063	0.0095×0.0053	0.0126×0.0042	0.0147×0.0021	0.0147×0.0021
Siphonops mexicanus	0.0126—0.0147	0.0105	0.0084	0.0063	0.0105×0.0063	0.0168×0.0042	0.0147×0.0021	0.0147×0.0021
Siphonops indistinctus	0.0105—0.0126	0.0105—0.0126	0.0084—0.0105	0.0063	0.0105×0.0053	0.0210×0.0042	0.0190×0.0021	0.0190×0.0021
Coecilia lumbricoides	0.0084—0.0126	0.0105	0.0074	0.0053	0.0084×0.0042	0.0095×0.0032	0.0063×0.0015	0.0063×0.0015
Coecilia rostrata	0.0105—0.0126	0.0084	0.0063	0.0042	—	0.0126×0.0042	—	—

Neben den gestreckten Zellen findet sich in allen Ballen eine bald geringere, bald grössere Zahl von runden Zellen, meistens von der Grösse der Spalte 3 oder 4. Es sind offenbar Nachzügler, die entweder mit den reifen Spermatozoen entleert werden, wie in dem Hoden von Epicrium glutinosum, aus dem der Querschnitt, Fig. 26, entnommen ist; oder aber sie degeneriren bereits innerhalb des Hodens, wenn man so gewisse Gerinnsel deuten darf, die sich bei Siphonops indistinctus und andern Formen neben den Samenbildungszellen vorfinden. Welche Bedeutung den einzeln in der Schleimmasse zerstreuten Kernen zukommen mag, kann ich nicht sicher angeben: dass sie nicht etwa auch zurückgebliebene Samenbildungszellen sind, geht aus ihrer Structur hervor, die deutlich eines oder wenige grosse Kernkörperchen erkennen lässt; ich möchte eher glauben, dass sie direct von den Vorkeimen abstammen, denen sie ihrem Aussehen nach vollkommen gleichen, und mit denen sie vielleicht die Function der Absonderung der Schleimmasse theilen.

Die weitere Umbildung der zuletzt beschriebenen Form der Samenbildungszellen scheint wesentlich in einer Streckung des Protoplasmaanhanges zum Schwanz des Spermatozoons zu bestehen, während der Kern unzweifelhaft zum Kopf desselben wird, ohne auch nur eine Gestaltsveränderung zu erfahren. Eine genaue Erkenntniss der Form des ausgebildeten Spermatozoen gelang leider nur bei Siphonops indistinctus; bei allen übrigen Arten waren meistens die Schwänze derselben im Spiritus zu Grunde gegangen oder doch nur noch in Spuren zu erkennen. Bei jener Art dagegen war der Erhaltungszustand ein vortrefflicher. Ich konnte an den Spermatozoen deutlich drei Hauptabschnitte unterscheiden, Taf. II, Fig. 32, ein mittleres Stück, in dem der Kern der Bildungszelle wiederzuerkennen ist, ein ausserordentlich feiner, etwa 0.04 mm. langer Schwanz und am Vorderende ein scheinbar durch eine kleine Lücke getrennter zipfelförmiger Anhang, der aussieht wie ein Wimperhaar, von etwa 0.006 mm. Länge. Ein undulirender Saum war nicht vorhanden.

Während dieser letzten Entwickelungsvorgänge geben die Spermatozoen ihre vorher angenommene regelmässige Anordnung wieder auf, gerathen in ein regelloses Durcheinander und rücken nun haufenweise durch den Schleim hindurch in den an der Mündung des Sammelcanales gelegenen primären Hohlraum der Hodenkapsel, um von hier aus ihre Wanderung in die Niere hinein anzutreten. Ehe wir sie auf dieser verfolgen, müssen wir noch einen Blick auf das Wachsthum und die Entstehung des Hodens werfen. Ueber die Letztere vermag ich zwar keine vollständige Aufklärung zu bieten; allein durch die ausserordentliche Güte des Herrn Prof. Möbius, der mir eine Anzahl seiner jüngsten Exemplare von Coecilia

rostrata überliess, war ich in den Stand gesetzt, einige für diese Fragen sehr wichtige Entwicklungsstadien zu untersuchen.

Bei dem kleinsten Exemplar — von einer Gesammtlänge von nur 40 mm. — bestand die Anlage der Geschlechtsorgane in einem jederseits etwa in der Mitte des Fettkörpermesenteriums parallel der Körperachse ziehenden feinen Zellstrang von einem durchschnittlichen Durchmesser von 0.023 mm. Zum grössten Theil bestand er aus dicht stehenden spindelförmigen Zellen oder, genauer gesagt, Kernen, denn Zellgrenzen waren nicht zu unterscheiden. An einzelnen Stellen nun, wo der Durchmesser des Stranges etwas stärker war, lagen zwischen diesen spindelförmigen Kernen deutliche kuglige oder ellipsoidische Zellen mit hellem Protoplasma und einem grossen runden Kern, der fein körnig war und eines oder mehrere grosse Kernkörperchen enthielt, kurz, wie der eines Ureies aussah, dem er auch hinsichtlich der Grösse (0.011 bis 0.013 mm.) glich. Einzelne der Spindelkerne umschlossen diese Vorkeime wie ein Follikel. Dass dieser Zellstrang die Anlage der männlichen Geschlechtsdrüse darstellt, ergiebt sich mit Sicherheit aus zwei Thatsachen. Es lag derselbe unterhalb des Peritonealepithels, war also bereits in das Bindegewebe des Mesenteriums eingesenkt, während, wie wir oben gesehen, die Ureierplatte der weiblichen Keimdrüse noch sehr viel länger vollständig dem Peritoneal- resp. Keimepithel angehört. Ausserdem hatte sich bereits die Verbindung mit der Niere vollzogen: von einzelnen Punkten der Hodenanlage zogen dünne Zellstränge, anscheinend noch ohne Lumen, bis zur Niere. Wir kommen auf dieselben bei Besprechung der Ausführungsgänge des Hodens zurück.

Das nächste Stadium lieferte ein Thier von 65 mm. Körperlänge. Der auch hier noch vorhandene Zellstrang zeigte jetzt eine Anzahl bereits mit blossem Auge als weisslicher Punkte erkennbare, in ziemlich regelmässigen Abständen hinter einander vertheilte Anschwellungen. Von diesem Stadium gelang es, eine Anzahl guter Querschnitte anzufertigen, mit Hülfe deren die aus der Flächenansicht gewonnene Anschauung ergänzt und controlirt werden konnte. Zwischen den einzelnen Anschwellungen besass der Strang ziemlich noch dieselbe Structur wie bei dem jüngsten Thier: seine Hauptmasse bestand aus Spindelzellen, zwischen denen jedoch die Zahl der Vorkeime stark zugenommen hatte (Taf. II, Fig. 41 und 42). Von ihm entsprangen Züge von Zellen, welche die Verbindung mit der Niere herstellten. Die Anschwellungen zeigten sich wesentlich bedingt durch die Vermehrung der Vorkeime, die jetzt bereits, einzeln oder zu mehreren von den spindelförmigen Zellen umschlossen, junge Follikel darstellten (Taf. II, Fig. 39 und 40.). Leider fehlen mir jetzt wichtige Stadien zwischen dem eben beschriebenen und in Fig. 23 abgebildeten, wo bereits die Hodenkapseln ihre typische

Gestalt und Anordnung angenommen haben. Es ist dies um so mehr zu bedauern, als ich deshalb eine Anzahl Fragen unbeantwortet lassen muss, die für die Auffassung der einzelnen Theile des erwachsenen Hodens von grosser Wichtigkeit sind. Es betreffen dieselben hauptsächlich die Entstehung des Sammelganges, seine Verbindung mit den Kapseln und die Bildung dieser. Ein eigentlicher Sammelgang mit einem Lumen besteht indem Stadium von 65 mm. Körperlänge noch nicht; und auf Querschnitten durch die Anschwellungen (Taf. II, Fig. 40) findet man nicht einmal Zellenmassen, die man mit Sicherheit für eine Anlage desselben erklären könnte. Dass die schmalen Verbindungsstränge zwischen je zwei Anschwellungen direct durch Aushöhlung zu dem später zwischen zwei Hodenmassen liegenden Abschnitte des Sammelganges werden, dürfte allerdings wol kaum zu bezweifeln sein, da in dem folgenden Stadium die Wandung des Sammelganges noch zahlreiche vorkeimähnliche Zellen enthält. Ueber die Entstehung des innerhalb der Hodenmassen gelegenen Abschnittes will ich keine Vermuthungen aussprechen. Nur solche könnte ich auch über die Bildung der Hodenkapseln aufstellen; es ist offenbar ebenso gut möglich, dass je ein junger Follikel zu einer Hodenkapsel wird, und in dem Falle wären diese also auch als gleichwerthig mit den Hodenfollikeln der übrigen Amphibien aufzufassen; werden dagegen mehrere junge Follikel zu einer Kapsel vereinigt, wie es nach dem Aussehen einer solchen Anschwellung sowohl als auch nach der geringen Zahl der Kapseln eines jungen Hodens den Anschein hat, so ist eine Hodenkapsel der Coecilien nicht gleichwerthig mit einem Follikel z. B. eines Salamanderhodens. Soll man dann vielleicht die Ballen von Samenbildungszellen, welche sich von der peripherischen Vorkeimschicht ablösen und in die Schleimmasse auswandern, als Follikel bezeichnen? Ich glaube nicht, kann die Frage aber erst eingehender erörtern, nachdem ich auch das Verhalten des Hodens der übrigen Amphibien geschildert habe. Aus diesem Grunde habe ich es vorgezogen, einstweilen die indifferenten Bezeichnungen Kapseln und Zellballen zu benutzen.

In dem nächsten Stadium, das zur Beobachtung kam, waren bereits isolirte Hodenmassen mit typisch entwickelten Kapseln vorhanden. Eine jede solche Kapsel stand durch einen kurzen Ast mit dem Sammelgange in Verbindung. In dem Epithel des Letzteren fanden sich zahlreiche vorkeimähnliche Zellen. Die Kapsel war bereits erfüllt von der Schleimmasse, der einzelne Kerne eingestreut waren; an der Mündung des Sammelganges fand sich auch schon ein von der Schleimmasse freigelassener, mit jenem frei communicirender Hohlraum. Die Peripherie nahmen Vorkeime (vk) und die ersten Stadien der Samenbildungszellen (sb) ein (Taf. II, Fig. 36.). Die Zahl der Kapseln in je einer Hodenmasse war eine sehr geringe; sie betrug meistens nur zehn bis zwölf, bei einem etwas älteren Thier dagegen etwa

zwanzig und bei den erwachsenen Exemplaren von Epicrium, Siphonops und Coecilia vierzig, funfzig und noch weit darüber. Es entsteht sonach die Frage, wie die Vermehrung der Kapseln erfolgt. Von einer Einstülpnng neuer Bildungszellen vom Peritonealepithel habe ich nirgends eine Andeutung gefunden, obwohl ich hunderte von Schnitten durchmustert habe; bei den jungen Hoden hätten sie schwerlich übersehen werden können. Das Einzige, was auf eine genetische Beziehung des Peritonealepithels zu der Hodenanlage hinweisen könnte, ist eine erhebliche Verdickung desselben in der Ausdehnung der Geschlechtsdrüse bei der Coecilia rostrata von 65 mm., wie aus dem Querschnitt, Taf. II, Fig. 40, e, deutlich ersichtlich ist: es kommen in diesem verdickten Epithel, das übrigens wie sonst spindelförmige Kerne enthält, vereinzelt auch runde ureiähnliche Zellen vor. Bedenkt man dagegen, dass sowohl in dem Epithel der ersten Anlage des Sammelganges als auch in späteren Stadien — s. z. B. den Fig. 38 abgebildeten Schnitt aus dem Hoden einer 180 mm. langen Coecilia rostrata — Vorkeime (vk.) sich finden, so liegt gewiss die Annahme sehr nahe, dass die jungen Kapseln vom Sammelgang aus sprossen. Dafür scheint mir endlich ein Befund am Hoden eines geschlechtsreifen Siphonops annulatus zu sprechen; zwischen den grösseren Hodenmassen mit reifen Spermatozoen sind einige kleinere, aus nur einer oder wenigen Kapseln bestehende vorhanden, welche nicht etwa den Sammelgang bereits umfassen, sondern ihm an einem kurzen Stiele seitlich aufsitzen. An einer Stelle fand ich einen blindsackartigen Spross des Sammelganges ohne eine daranhängende Kapsel: offenbar die erste Anlage einer neuen Hodenmasse. Aus diesem Grunde habe ich die Bezeichnung Ausführungsgang für denselben sorgfältig vermieden: es ist der Sammelgang ein Bestandtheil der Drüse selbst, mehr als ein blosser Ausführungsgang, das Zuwachsorgan, von dem aus die Bildung neuer Kapseln erfolgt.

Es mag diese Auffassung auf den ersten Blick etwas bedenklich erscheinen, wenn man die Thatsache ins Auge fasst, dass nach Sempers Beobachtungen bei Plagiostomen, sowie denen Göttes bei der Unke, die ich, wie ich vorgreifend bemerken will, auch für andere Amphibien bestätigen kann, die secernirenden Elemente nicht nur der weiblichen, sondern auch der männlichen Geschlechtsdrüse vom Keimepithel herstammen, während es mir nicht einmal bei der 40 mm. langen Coecilia rostrata gelungen war, einen Zusammenhang der strangförmigen Hodenlage mit dem Peritonealepithel nachzuweisen. Ich muss annehmen, dass die Einsenkung des Keimepithels in das Stroma und die Abschnürung desselben vom übrigen Peritonalepithel bei den männlichen Coecilien schon in sehr früher Zeit vollendet ist, den Beweis dafür allerdings einstweilen schuldig bleiben.

Ehe ich dies Capitel verlasse, noch einige Worte über den Modus der Zelltheilung im Coecilienhoden. Es gelang mir begreiflicher Weise nicht, an dem mir zu Gebote stehenden Material, das meistentheils Jahrelang in Spiritus gelegen hatte, die Vorgänge klar zu verfolgen. Ich will daher nur mittheilen, dass ich in meinen Querschnitten vielfach Bilder erhalten habe, welche ich auf die neuerdings von Auerbach u. v. A. geschilderten Kerntheilungsprocesse beziehen möchte. In dem Hoden der 95 mm. langen Coecilia rostrata fand ich zwischen normal gebildeten Vorkeimen eine Zelle mit einer aus Stäbchen zusammengesetzten sternförmigen Figur an Stelle des Kernes (Tafel II. Fig. 35.); es hatten die Stäbchen ebenso intensiv das Hämatoxylin aufgenommen, wie die Kernkörperchen der übrigen Zellen. In Schnitten von Hoden aller Gattungen habe ich ferner einzelne Zellballen gefunden, in denen fast sämmtliche Zellkerne in höchst eigenthümlicher Weise umgebildet waren: es fand sich an ihrer Stelle eine oft wunderbar gestaltete, in Hämatoxylin beinahe schwarz gefärbte Figur (Tafel II. Fig. 33.), die ich am Liebsten mit chinesischen Schriftzeichen vergleichen möchte. Da so umgewandelte Zellen sehr oft wiederkehrten, in verschieden behandelten Präparaten, und stets massenhaft beisammen, so bin ich geneigt, auch diese Bilder auf Zelltheilungen zu beziehen. Deutliche Mittelformen waren allerdings nicht zu bemerken. Endlich theile ich noch einen Fall von endogener Kernvermehrung mit, den ich in einigen Zellballen eines Hodens von Coecilia lumbricoides beobachtet habe (Tafel II. Fig. 34). Es lagen in denselben eine Anzahl Zellen, von denen die Mehrzahl einen mittelgrossen, einige einen fast doppelt so grossen, einige zwei und einige drei Kerne hatten, von denen der eine immer ein wenig grösser war als die zwei andern. Ob dies eine für die Coecilien normale Weise der Zellvermehrung ist, oder nur eine abnorme Bildung, vermag ich nicht zu entscheiden; ich habe sie allerdings in keinem zweiten Falle zu Gesicht bekommen.

Das Hodennetz.

Als Hodennetz bezeichne ich aus Gründen, die im Laufe der Darstellung sich ergeben werden, den gesammten Ausführungsapparat, der den Hoden mit der Niere verbindet. Das Einzige, was bisher über den Weg, den das Sperma bei den Coecilien einschlägt, bekannt war, beschränkt sich auf Leydigs in der Einleitung citirte Worte. [1])

Man kann an dem Hodennetz drei verschiedene Theile unterscheiden, zwei gänzlich von einander unabhängige Systeme von Quercanälen und einen zwischen jene eingeschalteten Längscanal. Von den ersteren ist

[1]) s. oben S. 4. Leydig, „Fische und Reptilien", S. 81.

eines segmental angelegt, das andere nicht. Dieses zweite System zeigt sich bei denjenigen Arten, deren Hoden regelmässig gegliedert ist, gleichfalls regelmässig gebildet, indem aus dem Sammelgang zwischen je zwei Hodenmassen ein Canal entspringt. Bei Siphonops mexicanus dagegen, dessen Hode sammt den Quercanälen des Hodennetzes in Fig. 43, Tafel II abgebildet ist, und bei allen andern Arten mit unregelmässigem Hoden entspringen die Ausführungscanäle in regellosen Abständen, bald aus der Masse des Hodens heraus, bald an freiliegenden Stellen des Sammelganges. Bei beiden Formen aber finden sich gelegentlich Gabelungen und seitliche Sprossungen der Canäle, so dass dadurch bisweilen ein Netzwerk entsteht. Es führt dies laterale System von Quercanälen (Taf. I. Fig. 9, q.) in einen längs des medialen Nierenrandes verlaufenden Canal (e.), dessen Ausdehnung ich nirgends sicher habe feststellen können. Am Deutlichsten war er bei Coecilia lumbricoides zu verfolgen, wo er merkwürdiger Weise nicht nur die vollständig entwickelten Nierensegmente begleitet, sondern auch die rudimentären, ja mit ihnen weiter nach vorn emporzieht, als die Continuität des Leydigschen Ganges reicht. So weit ich die Nierenrudimente habe verfolgen können, fand ich an ihrer Seite auch den Längscanal des Hodennetzes, und zwar ohne jegliche Unterbrechung; auch sein Lumen hatte sich vollkommen erhalten. Dieser Längscanal nun verbindet sich durch das zweite System von Quercanälen (v. e.) mit je einem Nierensegment und zwar mit einem Malpighischen Körperchen (Taf. I. Fig. 9). Es liegt dieses Malpighische Körperchen, das sich durch diese Verbindung mit dem Hodennetz vor den übrigen desselben Segmentes auszeichnet, immer an der Grenze zwischen zwei Segmenten, also an derselben Stelle, wo vor der secundären Vermehrung der Nephrostomen und Malpighischen Körperchen das primäre Körperchen lag. Dass wir auch in der ausgebildeten Niere das so ausgezeichnete Körperchen als das primäre bezeichnen dürfen, geht nicht nur aus der Lage desselben hervor, sondern auch aus der Thatsache, dass bereits bei jungen Thieren mit noch einfacher Niere das Hodennetz entwickelt ist; denn zu der Annahme, es löse sich die ursprüngliche Verbindung mit einem Malpighischen Körperchen, um auf ein anderes überzugehen, ist offenbar keinerlei Grund vorhanden. Es zeigt sich also die ursprünglich segmentale Anlage der Niere auch bei den erwachsenen Coecilien noch in den Beziehungen der Segmente zum Hodennetz.

Ueber die Entstehung des Hodennetzes giebt uns die Untersuchung der jungen männlichen Thiere keinen Aufschluss; denn, wie wir bereits oben gesehen haben, war die Verbindung zwischen der Geschlechtsanlage und der Niere bereits bei der Coecilia rostrata von 40 mm. Länge vollendet. Unerwartete, aber willkommene Aufklärung über diesen Vorgang indessen hat

mir ein Weibchen derselben Art, von 130 mm. Länge, geliefert. Bei diesem fand sich ein Homologon des Hodennetzes in ziemlicher Ausbildung vor. (Taf. I, Fig. 10.) Von je einem, dadurch als das primäre bezeichneten Malpighischen Körperchen, entsprang ein dünner, anscheinend solider Zellstrang (v. e.) mit spindelförmigen Kernen; die Mehrzahl derselben vereinigten sich zu einem ebenso beschaffenen Längsstrang (l.), von dem aus noch einige unregelmässige, stumpf endigende Stränge (q.) in bald geringerer bald grösserer Ausdehnung gegen das Ovarium hinzogen, ohne dasselbe jedoch zu erreichen. Einer der vom Malpighischen Körperchen entspringenden Stränge dagegen verband sich nur nach einer Seite mit dem Längsstrang, während er nach der andern nur einen kurzen Fortsatz (l.') ausschickte, dem nach beiden Seiten isolirten Strang (v. e.) des nächsten Segmentes entgegen. Es dürfte danach das Hodennetz entstanden zu denken sein durch Sprossung von den primären Malpighischen Körperchen aus: die einzelnen Sprossen verbinden sich unter einander durch brückenartige Verbindungscanäle, welche zusammen den Längscanal darstellen, von dem aus dann, wol in der Regel dem Verlaufe der Gefässe folgend, Canäle in den Hoden resp. an den Sammelgang desselben hinanwachsen. Ist diese Deutung, wie ich meine, die richtige, so verdankt das Hodennetz seine Entstehung also der Niere, wie es nach Sempers Beobachtungen[1]) bei den Plagiostomen der Fall ist. Allerdings gehen dort, die Segmentalgänge, d. h. die Stiele der Segmentaltrichter, in die vasa efferentia, durch deren Verästelung das Hodennetz entsteht, über, während bei allen untersuchten Coecilien die Homologa der Segmentaltrichter, die primären Nephrostomen, auch im männlichen Geschlechte erhalten bleiben. Um die Nomenclatur indessen nicht allzusehr zu belasten, wird es, denke ich, trotzdem angemessen sein, die segmentalen Theile des Hodennetzes, also die kurzen Canäle, welche die primären Malpighischen Körperchen mit dem Längscanal verbinden, als vasa efferentia zu bezeichnen, und die Bezeichnung Hodennetz im engeren Sinne auf den Längscanal und die lateralen Quercanäle anzuwenden.

Der Gang des Spermas wäre demnach folgender: Nachdem der Same das Hodennetz durchsetzt hat, wird er durch Vermittlung der vasa efferentia in die primären Malpighischen Körperchen aufgenommen, und wandert von diesen aus entweder activ oder passiv durch die Cilien des Halses und des dritten Canalabschnittes durch die Niere hindurch — also nicht durch alle Harncanäle, sondern nur durch diejenigen von ihnen, welche mit dem primären Malpighischen Körperchen in directer Verbindung stehen — bis in den Leydigschen Gang. Auf Querschnitten von Nieren geschlechtsreifer Coecilien findet man daher oftmals Spermatozoen in den

[1]) „Urogenitalsystem", S. 394 ff.

verschiedenen Abschnitten der Harncanälchen. In dem Leydigschen Gang wird dann der Same, gemischt mit dem Harn, hinabgeführt bis an die Kloake, wo ihm eventuell noch das Secret des Drüsenabschnittes des Müllerschen Ganges beigemengt wird.

Mit der Kloake in Verbindung finden sich mannichfaltig entwickelte

Begattungsorgane,

die wir zum Schluss noch einer kurzen Betrachtung unterwerfen wollen. Wie schon in der Einleitung erwähnt worden, hatte sich bereits in den dreissiger Jahren dieses Jahrhunderts ein Streit über die Existenz von Begattungsorganen bei den Coecilien unter den Zoologen entsponnen, der durch Bischoffs Autorität niedergeschlagen wurde. Im Jahre 1864 sind dann an einer Stelle, wo man dergleichen allerdings nicht leicht suchen wird, in den „Reptiles of British India" von Günther gewisse Gebilde in der Kloake von Epicrium beschrieben, abgebildet und als Begattungsapparate gedeutet. [1])

Ehe ich diese Apparate selbst schildere, muss ich einige Worte über den Bau der Kloake in beiden Geschlechtern vorausschicken.

Beim Weibchen, wo die Grenze zwischen dem Rectum und der Kloake nur durch die Einmündung der Müllerschen und Leydigschen Gänge bezeichnet ist, erreicht die Kloake stets nur eine geringe Länge, von etwa einem Centimeter höchstens. In der Gegend, wo dorsal die Ausführungsgänge der Niere münden, entspringt an der ventralen Seite eine umfangreiche Harnblase, welche schon den ältern Beobachtern, wie Joh. Müller und Bischoff dadurch bemerkenswerth erschien, dass sie zwei Zipfel besitzt, die aber nicht wie bei den Fröschen und Salamandern neben einander liegen, sondern von denen ein längerer nach vorn, ein kürzerer nach hinten zieht. Die Ausdehnung des hinteren Zipfels ist bei den verschiedenen Arten sehr verschieden; während bei Epicrium glutinosum (Taf. I. Fig. 2, hb') kaum eine Spur davon vorhanden ist, erreicht derselbe bei Coecilia lumbricoides fast dieselbe Länge wie der vordere, nämlich 17 mm. Ein schmales Aufhängeband befestigt die Harnblase ihrer ganzen Länge nach an der ventralen Mittellinie der Körperwand.

In jeder Beziehung abweichend verhält sich die Kloake der Männchen. Auf den ersten Blick erkennt man eine scharfe Grenze zwischen dieser und dem Rectum. Während Letzteres relativ dünnwandig erscheint, ist die Darmfaserschicht der Kloake mächtig entwickelt. Die Kothmassen finden

[1]) Günther, „Reptiles of British India". Ray Society 1864, p. 442. — Während des Druckes dieses Abschnittee habe ich gefunden, dass schon im Jahre 1849 Duvernoy die Begattungsorgane von Siphonops annulatus richtig beschrieben, abgebildet und gedeutet hat. — Revue et. Mag. de Zool. Sér. II. t. I. p. 186. pl. VII.

sich immer nur im Rectum. Es besitzt ferner die Kloake eine bedeutende Länge. Bei einem Exemplar von Epicrium glutinosum z. B. finde ich sie fast 5 ctm. lang, und ebenso lang ist sie in Günthers Abbildung von derselben Art; bei Siphonops annulatus ist sie 4,5 ctm., bei Coecilia lumbricoides und Siphonops thomensis 3 ctm. lang. Mehr noch als durch ihre Länge aber zeichnet sich die männliche Kloake durch die Art ihrer Befestigung in der Leibeshöhle aus. Rathke[1]) schildert sie von Siphonops annulatus folgendermassen: „Von ganz eigenthümlicher Art war die Einhüllung der Kloake. Sie bestand nämlich in einer mässig dicken fibröshäutigen Scheide, die besonders in ihrer oberen oder dem Rücken zugekehrten Wandung viele von dem fibrösen Gewebe eingeschlossene, ohne Unterbrechung sich von vorne bis hinten erstreckende und eine mehr oder weniger grosse Breite besitzende dünne Bündel von glatten Muskelfasern enthielt. An den beiden Enden der Kloake ging sie in die Substanz dieses Körpertheiles über oder war vielmehr daselbst mit dessen Substanz ringsum verwachsen, sonst aber schloss sie ihn nur lose ein. — — Der Raum zwischen der Kloake und deren Scheide erschien völlig geschlossen.“ Dass diese musculöse Scheide bestimmt sei, die Kloake zur Afteröffnung hervorzustülpen, entging Rathke ebensowenig wie die Existenz eines antagonistisch wirkenden Muskels, der sich an der ventralen Seite des vordersten Kloakenendes an diese ansetzt. „Er hatte beinahe die Form eines Weberschiffes, war aber flacher als ein solches, und hatte eine Länge von 9‴ bei einer Breite von 2‴. Mit seiner nur mässig convexen Seite lag er auf der Bauchwand der Rumpfhöhle, an die er durch ein sehr schmales, aber dickes Band, das er nach der ganzen Länge seiner Mittellinie von dieser ausgesendet hatte, befestigt war. — — Zum bei Weitem grössten Theil bestand er aus zwei beinahe spindelförmigen Muskelbäuchen, die von einander durch einen schmalen mit Bindegewebe angefüllten Zwischenraum geschieden waren, und deren Fasern ein ähnliches Aussehen, wie die des Darmcanales hatten, also zu den organischen Muskelfasern gehörten. Eine Höhle war in ihm nirgend zu bemerken.“ [2]) Diese Schilderung ist bis ins kleinste Detail hinein zutreffend, und dass Rathke die richtige Deutung dieses Apparates nicht fand, lag einzig und allein daran, dass er das von ihm untersuchte Exemplar für ein Weibchen hielt, während gerade diese Beschreibung der Kloake den Beweis liefert, dass Rathke thatsächlich ein Männchen vor sich hatte. Es gilt diese Schilderung in allem Wesentlichen für die Kloaken sämmtlicher männlichen Coecilien. Die einzelnen Varianten, namentlich die verschiedene Beschaffenheit der Kloake selbst, will ich in

[1]) Müllers Archiv 1852, S. 343 ff.
[2]) Rathke, a. a. O., S. 350.

kurzen Zügen angeben und dabei auf die Figuren 44 bis 47. Taf. II, verweisen, in denen die Kloaken von Epicrium glutinosum (Fig. 44 und Taf. I, Fig. 1), Rhinatrema bivittata (Fig. 45) Siphonops thomensis (Fig. 46) und Siphonops annulatus (Fig. 47) in natürlicher Grösse dargestellt sind. Für Epicrium glutinosum führe ich Günthers Worte [1]) an; „Die Kloake zerfällt in drei Abschnitte, deren oberer ziemlich eng und im Innern mit Längsfalten versehen ist. Der zweite ist angeschwollen, mit einem Paar seitlicher blindsackartiger Anhänge; im Innern finden sich vier zweilappige Vorsprünge, mit ziemlich harter Oberfläche, während die Blindsäcke Längsfalten besitzen. Der dritte, hinterste Abschnitt endlich ist sehr eng und bewegt sich in einer cylindrischen Scheide des Peritoneums auf und ab.“ Ich habe dazu nur zu bemerken, dass bei meinem Exemplar sich in dem aufgetriebenen mittleren Kloakenabschnitt nicht vier, sondern nur drei Papillen vorfanden, eine ventrale (pa‘), welche in dem Präparat durch einen Längsschnitt in ihre beiden symmetrischen Hälften zerlegt ist, und zwei dorsale (pa). An den Blindsäcken (p) inseriren sich die untern getrennten Hälften des Musculus retractor cloacae (m. r.cl.), die wir wol als musculi retractores penis (m. r. p.) bezeichnen dürfen, wenn wir als Penis die Blindsäcke bezeichnen, obwohl allerdings offenbar ein viel grösserer Theil der Kloake als Begattungsorgan dient, namentlich die Papillen. Die Penissäcke sind wie die ganze Kloake von einem äusserst zierlichen Cylinderepithel mit einem hohen Cuticularsaum (Wimperbesatz?) ausgekleidet. Die Scheide umfasst nicht nur den hintersten schmalen Abschnitt, sondern wie Rathke richtig angiebt, die ganze Kloake. „Ich betrachte die mittlere Abtheilung der Kloake“, fügt Günther nach einer kurzen Beschreibung der Retractoren hinzu, als ein Begattungsorgan, das nach der Begattung durch den daran befestigten langen Muskel wieder zurückgezogen wird; die zweilappigen Vorsprünge “— meine Papillen —„ erinnern uns an eine ähnliche Bildung der Begattungsorgane mancher Saurier.“ Eine genaue Schilderung der Papillen und Längsfalten in der Kloake von Siphonops annulatus findet sich in Rathkes citirter Abhandlung, S. 343; ich verweise auf diese sowie auf meine Abbildung, Taf. II. Fig. 47. Eine Bemerkung, die ich bei dieser Gelegenheit noch hinzuzufügen habe, bezieht sich auf den eigenthümlichen bereits oben erwähnten Verlauf des hintern Endes der Müllerschen und Leydigschen Gänge, die sich vom Hinterende der Niere zu dem etwas weiter nach vorn gelegenen Vorderende der Kloake zurückkrümmen. Eine ähnliche Beugung findet sich meistens auch im hintern Theile des Rectums. Der Zusammenhang dieses Verhaltens mit

---

[1]) a. a. O., S. 442.

dem Propulsionsvermögen der Kloake liegt so auf der Hand, dass ich keine Worte darüber zu verlieren brauche. Bei Rhinatrema bivittata (Fig. 45. p) und Coecilia lumbricoides finden sich zwei analoge Blindsäcke wie bei Epicrium; bei ersterer Art scheint sie auch A. F. I. C. Meyer [1]) schon gesehen zu haben. Es besitzt dieselbe auch wie Epicrium vier ähnlich gestaltete Papillen, während bei Coecilia lumbricoides sich nur starke Längsfalten finden. Die zierlichste Ausbildung der Papillen traf ich bei Siphonops thomensis; sie waren hier mit feinen Querfalten versehen (Fig. 46 pa). Weder Penissäcke noch besondere Papillen, sondern nur Längsfalten fand ich bei Coecilia rostrata.

Der aus dem anatomischen Befunde gezogene Schluss, dass die Kloake als Begattungsorgan hervorgestülpt werden könnte, passt vortrefflich zu der Thatsache, dass, wie bereits Eingangs erwähnt, Coecilien beobachtet sind, bei denen als Begattungsapparate gedeutete Theile zum After heraushingen. Da unter den mir vorliegenden Exemplaren keines mit ausgestülpter Kloake sich befand, ich aber den Wunsch hatte, die Identität der von mir in der Kloake gefundenen Papillen und Blindsäcke mit dem von Fitzinger beschriebenen, aus dem After hervorhängenden Penis zu constatiren, so machte ich einen Versuch, das der Beschreibung Fitzingers zu Grunde liegende Exemplar des Halleschen Museums zum Vergleiche zu erhalten, bekam indessen leider von Herrn Prof. Giebel zur Antwort, dasselbe sei seit den 50er Jahren spurlos verschwunden.

Für die Fortpflanzungsweise der Coecilien ergiebt sich aus der Existenz besonderer Begattungsorgane zunächst natürlich nur, dass die Befruchtung stets eine innere ist. Da wir indessen seit dem Jahre 1874 durch Peters [2]) wissen, dass Coecilia compressicauda lebendige Junge zur Welt bringt, liegt die Vermuthung nahe, dass auch die übrigen Arten sich ähnlich verhalten mögen. Zu verwundern ist es allerdings, dass man bisher keines weiteren trächtigen Weibchens habhaft geworden ist.

Die in den vorangehenden Seiten ausführlich geschilderten Resultate meiner Untersuchungen über den Bau und die Umbildungen des Urogenitalsystems der Coecilien lassen sich kurz folgendermassen zusammenfassen:

Die Niere ist ihrer ursprünglichen Anlage nach ein streng segmentirtes Organ: je einem Wirbel entsprechende Knäuel besitzen je *einen* in die Leibeshöhle sich öffnenden wimpernden Segmentaltrichter (primäres Nephrostom), *ein* Malpighisches Körperchen, das mit dem Trichterstiel

---

[1]) „Analecten", S. 51.

[2]) Berl. Monatsberichte 1874, Jan., S. 45.

sich verbindet und ein aus mehreren Abschnitten bestehendes, ursprünglich unverzweigtes Harncanälchen, das in den Leydigschen Gang mündet.

Die Existenz zahlreicher Nephrostomen (Wimpertrichter) und Malpighischen Körperchen bei erwachsenen Thieren ist die Folge secundärer Vermehrungsvorgänge. In der äusseren Gestalt (Varicosität) der Niere und dem Bestehen eines Sammelrohres auf je einen Wirbel spricht sich auch bei erwachsenen Thieren die Segmentirung noch aus.

Als Ausführungsgang der Niere oder als Harnleiter fungirt in beiden Geschlechtern der Leydigsche Gang, der stets getrennt von dem der andern Körperhälfte an der dorsalen Kloakenwand mündet, während er vorn schlingenförmig in das Sammelrohr des ersten Nierensegments übergeht.

Lateral vom Leydigschen Gang besteht in beiden Geschlechtern der Müllersche Gang, vollständig ohne Verbindung mit dem Leydigschen. Beim Weibchen fungirt er als Eileiter und beginnt mit trichterförmigen Ostium. Beim Männchen bilden sich in der Wandung seines hintern Abschnittes mächtige Drüsen aus; das vordere Ende ist entweder blind gschlossen oder besitzt eine dem Ostium tubae des Weibchens entsprechende Oeffnung.

Die Eierstöcke liegen als mehr oder minder langgestreckte paarige Organe an der ventralen Fläche des Fettkörpermesenteriums. Sie besitzen keine Verbindung mit dem Eileiter, sondern entleeren ihre Eier in die Leibeshöhle. Die Vermehrung der Eier erfolgt von im Peritonealepithel gelegenen Ureiern aus.

Die Hoden liegen an der dem Eierstocke entsprechenden Stelle. Sie bestehen aus zahlreichen in verschiedener Anordnung um einen centralen Sammelgang gruppirten Kapseln, in denen sich Spermatozoen in allen Bildungsstadien neben einander finden. Die erste Anlage des Hodens erschien in Gestalt eines bereits von Peritonealepithel abgesonderten Stranges spindelförmiger Zellen mit eingestreuten Ureiern ähnlichen „Vorkeimen“. Die Entstehung des Spermatozoenkopfes aus dem Kern der Bildungszellen war mit Sicherheit nachzuweisen, während das Zellprotoplasma wahrscheinlich zur Bildung des Schwanzes verwendet wird. Die Vermehrung der Kapseln scheint durch Sprossung vom Sammelgang aus zu erfolgen.

Die Entleerung des Samens geschieht durch Vermittlung eines von den primären Malpighischen Körperchen einer Anzahl Nierensegmente aus gebildeten Hodennetzes, an dem ein Längscanal und zwei Systeme von Quercanälen zu unterscheiden sind. Eines der letzteren stellt die Verbindung zwischen dem Längscanal und dem Sammelgang des Hodens her; es besitzt keine segmentale Anlage. Das andere verbindet den Längscanal mit den primären Malpighischen Körperchen, ist also wie diese segmental angelegt, und stellt die eigentlichen vasa efferentia dar. Das Sperma

durchsetzt danach die Niere, um in den als Harnsamenleiter fungirenden Leydigschen Gang zu gelangen.

Zum Behufe der Begattung ist die mittels einer contractilen Scheide vorstülpbare und durch einen kräftigen Muskel zurückziehbare Kloake des Männchens im Innern oftmals mit Papillen und einem Paar von Blindsäcken ausgestattet. Der weiblichen Kloake fehlen diese Apparate vollständig.

Capitel II.

Die Urodelen.

Von den drei Amphibienordnungen ist die der Urodelen am Genauesten hinsichtlich des Baues ihrer Urogenitalorgane bekannt. Es ist dies wesentlich das Resultat der schönen Untersuchungen von F. H. Bidder [1]), G. L. Duvernoy [2]) und Fr. Leydig [3]). Eine geschichtliche Uebersicht der älteren Arbeiten über das Urogenitalsystem der Amphibien findet sich in Bidders Abhandlung; ich kann auf ihre Wiederholung verzichten. Als wesentliches Resultat der gleichzeitig unabhängig von einander angestellten Untersuchungen Bidders und Duvernoys ist der Nachweis zu betrachten, dass der vordere Abschnitt der Urodelen-Niere als Nebenhode fungirt. Das ergiebt sich wenigstens auch aus Duvernoys Beobachtungen, obwohl er sich in dem seiner Arbeit nachträglich hinzugefügten Anhang gegen die Deutung des Nebenhodens als eines Theiles der Niere nachdrücklich verwahrt. Lereboullet [4]) schildert den vordern Nierenabschnitt wie Duvernoy als Nebenhoden, ohne indessen auf seine feinere Structur näher einzugehen. Bidders Abhandlung ist ihm unbekannt geblieben. Er behandelt die Urodelen überhaupt nur gelegentlich. Leydig, der die Art der Verbindung

---

[1]) F. H. Bidder. „Vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien.“ Mit 3 Taf. Dorpat 1846.

[2]) G. L. Duvernoy. „Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leurs produits; 3e fragment: sur l'appareil de la génération chez les mâles plus particulièrement, et chez les femelles des Salamandres et des Tritons.“ — Gelesen am 11. November 1844; publicirt in den Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences. Paris t. XI, p. 17—74, 1851. — Dazu „Appendice“, gelesen am 5. Juni 1848; ebenda, p. 75—95.

[3]) Fr. Leydig. „Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien.“ Mit 4 Taf. Berlin 1853.

[4]) Lereboullet. „Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés.“ Nova acta acad. Leop. Carol. 1851, p. 77.

zwischen dem Hoden und der Niere weniger speciell verfolgte, hat das Verdienst, die Verhältnisse der Ausführungsgänge der Urogenitalorgane in beiden Geschlechtern zuerst in befriedigender Weise aufgeklärt zu haben. Auf das Detail kommen wir weiter unten eingehend zurück. Ueber die in den angeführten drei Schriften enthaltenen Kenntnisse ist die spätere Forschung nicht hinaus gekommen. Es erscheint mir daher genügend, die Resultate der neueren Untersuchungen im Laufe der Darstellung meiner eigenen Befunde an geeigneten Stellen zu erwähnen.

Durch die Güte der Herren Dr. Flesch, Dr. Hubrecht, Prof. v. Kölliker, Dr. A. B. Meyer, Prof. Semper, Dr. Schreiber, Dr. Wiedersheim und der Verwaltungscommission des Hamburger Naturhistorischen Museums ist mir auch für diese Amphibien-Ordnung ein ausserordentliches reiches Material zur Verfügung gestellt gewesen. Es bestand in folgenden Arten:

I. Ichthyodea: Proteus anguinus ♂ und ♀
Menobranchus lateralis ♂ und ♀
Menopoma alleghanensis ♂ und ♀
Siren lacertina ♂ und ♀
Amphiuma means ♀

II. Salamandrida: Triton cristatus, taeniatus, alpestris ♂ und ♀
„ viridescens, subcristatus, torosus, ♂ und ♀
„ platycephalus ♂
Salamandra maculosa ♂ und ♀
Spelerpes fuscus und variegatus ♂ und ♀
Plethodon glutinosus ♂ und ♀
Desmognathus fuscus ♂ und ♀
Gyrinophilus porphyriticus ♂ und ♀
Batrachoseps attenuatus ♂ und ♀
Siredon pisciformis ♂ und ♀
Amblystoma fasciatum ♂ und ♀
Salamandrina perspicillata ♂ und ♀
Chioglossa lusitanica ♂ und ♀
Ellipsoglossa naevia und nebulosa ♂ und ♀
Pleurodeles Waltlii, grosse Larve.

Die Nieren der Urodelen (Taf. III. Fig. 2 und 3 n und gn) liegen vollkommen symmetrisch an der dorsalen Wand der Leibeshöhle, nur durch die Aorta und die unpaare Nierenvene von einander getrennt. Sie erstrecken sich über eine verschieden grosse Anzahl von Wirbeln, stets jedoch durch den grössern Theil der Leibeshöhle, ohne indessen jemals, wie bei den Coecilien, diese ihrer ganzen Länge nach einzunehmen. In

allen Fällen lassen sich zwei Abtheilungen in jeder Niere unterscheiden: die hintere liegt ihrer Hauptmasse nach im Becken, ohne aber nach vorn zu an die Grenzen desselben irgend wie streng gebunden zu sein. Ausser dem Darm mit der ihm ventral anhängenden Harnblase und den im männlichen Geschlecht oftmals bedeutend entwickelten Analdrüsen ist die „Beckenniere“ oder der eigentliche „Drüsentheil“ der Niere das einzige hier gelegene Organ; in Folge dessen findet sie Raum zu mächtiger Entfaltung und erscheint uns stets als ein mehr oder minder keulenförmig verdickter Körper, der in der Regel nach vorn spitz ausläuft, und dessen Hinterende die hintere Grenze der Leibeshöhle erreicht oder, richtiger gesagt, sogar noch etwas überschreitet, indem das Peritoneum, welches das Organ bekleidet, sich schon etwas vor dem äussersten Ende desselben auf die Bauchwand überschlägt. Die vordere Abtheilung, die wir im Folgenden als den „Geschlechtstheil“ der Niere oder kurz als „Geschlechtsniere“ bezeichnen wollen, bildet der Beckenniere gegenüber einen verschwindend kleinen Theil des Organs: sie ist meistens als ein bandförmiger Körper von geringer Breite, dabei aber ziemlich beträchtlicher Länge, welche die der Beckenniere immer übertrifft, vorhanden. Von älteren Autoren, z. B. Rathke, Rusconi u. A., ist dieser Theil lange Zeit vollständig übersehen worden; seine Entdeckung verdanken wir Bidder und Duvernoy. An dem medialen Rande dieser „Geschlechtsnieren“ entspringen, zu beiden Seiten von dem Darmmesenterium, die Geschlechtsmesenterien, das Mesorchium oder das Mesoarium. An der ventralen Fläche jedes Geschlechtsmesenteriums hängt etwa in der Mitte zwischen der Niere und den Geschlechtsdrüsen, ein bald breiteres, bald schmaleres Mesenterium, das den oft ungemein stark entwickelten Fettkörper trägt. Es stellt derselbe ein nicht selten etwas lappiges, bandartiges Gebilde dar, das parallel der Niere zwischen dieser und den Geschlechtsorganen hinzieht: es liegen also die Fettkörper bei den Urodelen medianwärts von den Geschlechtsorganen, während wir sie bei den Coecilien lateralwärts davon gefunden haben. Man kann den Unterschied auch so auffassen, dass die Geschlechtsdrüsen bei den Coecilien an der ventralen, bei den Urodelen dagegen an der dorsalen Fläche des Fettkörpermesenteriums angebracht seien. Die Erklärung dieser Verschiedenheit wird sich uns später aus der Entwicklungsgeschichte in einfacher Weise ergeben. Die Ausführungsgänge des Urogenitalapparates der Urodelen bestehen in Ei- und Harnleitern. Beide liegen im grössten Theil ihres Verlaufes seitlich von den Nieren, treten nach hinten zu an deren ventrale Fläche, um in die hier gelegene Kloake zu münden. Die Harnleiter beginnen am Vorderende der Niere, während der Ursprung der Eileiter und im männlichen Geschlecht der Homologa der-

selben fast ausnahmslos an der Lungenwurzel, stets aber weit vor der Nierenspitze gelegen ist.

Die Nieren.

Kein Abschnitt der Niere lässt bei den Urodelen jemals eine so deutliche Segmentirung erkennen, wie wir sie bei den Coecilien gefunden haben. Bei näherer Betrachtung überzeugt man sich indessen, dass dieser Unterschied nur scheinbar besteht. Man untersucht zu diesem Zwecke am besten den Geschlechtsabschnitt der Niere eines Triton oder einer Salamandra, sowohl frisch in 0.5 procentiger Kochsalzlösung als auch in verschiedener Weise gefärbt und aufgehellt. Es ist dies das classische Object, an dem schon Bidder seine trefflichen Beobachtungen gemacht hat, und das wie wol kein anderes geeignet ist, um einen Einblick in den feineren Bau der Wirbelthierniere überhaupt zu gewinnen. Es bestheht dieser Theil der Urodelenniere aus einer bei den verschiedenen Arten verschieden grossen Anzahl von Knäueln, die allerdings wohl nur selten so vollständig von einander isolirt sind, wie es Bidder in seiner Fig. IV. vom Triton taeniatus abbildet [1]). Allein in vielen Fällen gelingt es doch, sich zu überzeugen, dass in der That kein Zusammenhang zwischen den Canälen zweier auf einander folgender Knäuel besteht, sondern dass ein jedes Knäuel gebildet ist durch mannichfache Verschlingungen eines ungetheilten Harncanälchens. Da beim Männchen die Verhältnisse durch die Verbindung mit dem Hodennetz complicirt werden, beginnen wir unsere Betrachtung mit der Geschlechtsniere eines Weibchens, die ihre Bezeichnung allerdings nur uneigentlich trägt, indem sie in keiner Beziehung zur Ausführung der Geschlechtsproducte steht; sie entspricht indessen morphologisch dem Geschlechtsabschnitt der Niere des Männchens. An einem Harncanälchen der weiblichen Geschlechtsniere lassen sich unschwer dieselben Abschnitte in durchaus derselben Reihenfolge unterscheiden, wie wir sie bei den Coecilien kennen gelernt haben. An dem freien Ende beginnt dasselbe mit einem bald kugligen, bald mehr ellipsoidischen Malpighischen Körperchen, das niemals von seinem Glomerulus vollständig erfüllt ist. Aus dem Malpighischen Körperchen entspringt ein längerer oder kürzerer, stets jedoch ziemlich enger „Hals“, der, wie bei den Coecilien, mit einem schönen, äusserst lebhaft schwingenden Geisselepithel ausgekleidet ist; es unterscheidet sich dasselbe in nichts von dem bei den Coecilien beschriebenen, und Heidenhains Angabe, die Epithelien des vordern Theils der Salamanderniere besässen nur gewöhnliche kurze Flimmerhaare, nicht jene kolossalen Cilien, wie sie den

---

[1]) a. a. O., Taf. II, Fig. 4.

eigentlichen Harnwegen — der Beckenniere — zukommen[1]), beruht auf einem Irrthum. Auf jeder Zelle sitzen wenige ungemein lange Geisselhaare, welche in ausgezeichneter Weise die Erscheinung des motus undulatus (Valentin) zeigen. Ebensowenig kann ich Heidenhain Recht geben, wenn er sagt: „So viel ich habe sehen können, ist die Spitze der Cilien immer gegen den Anfangstheil des Canales an der Malpighischen Kapsel hin gerichtet[2])". Bei allen den zahlreichen Individuen verschiedener Gattungen und Arten habe ich, wo ich die Niere frisch untersuchen konnte, die Cilien in der entgegengesetzten Richtung schwingen sehen, vom Malpighischen Körperchen abgewandt, und ohne alle Ausnahme fand ich an Querschnitten nicht nur durch die Geschlechtsniere, sondern ebenso durch die Beckenniere die Basis der Geisseln dem Malpighischen Körperchen zu-, ihre Spitze demselben abgewendet. Nur die an der Verbindungsstelle des Körperchens mit dem Halse stehenden Cilien ragten an conservirten Objecten in den Raum des ersteren hinein, während man an frischen Nieren leicht beobachten konnte, wie sie sämmtlich nach dem von der Halsmündung gebildeten Mittelpunkte zusammenschlugen. Ich muss also aufs Entschiedenste behaupten, dass der von diesen Wimperhaaren erzeugte Strom nicht in das Malpighische Körperchen hinein, sondern aus demselben herausführt. Wie bei den Coecilien, vereinigt er sich mit einem zweiten Strom, der in einem von der Nierenoberfläche herkommenden Canale verläuft. Dieser Letztere steht auch hier vermittels einer trichterförmigen, mit langen Geisseln besetzten Oeffnung, einem Nephrostom, mit der Leibeshöhle in offnem Zusammenhang. Um eine Vorstellung von der Grösse der Nephrostome bei den Urodelen zu geben, theile ich einige Masse aus der Niere eines Weibchens von Salamandra maculosa mit. Einige Masse von Nephrostomen anderer Gattungen folgen weiter unten. Der Durchmesser des Trichtereinganges schwankt von 0.07 bis zu 0.24 mm., beträgt aber durchschnittlich etwa 0.15 mm. Das denselben auskleidende Epithel breitet sich oftmals unregelmässig nach verschiedenen Richtungen aus und stellt so eine Trichterscheibe dar, deren Durchmesser im Mittel etwa 0.4 mm. beträgt, jedoch bis 0.5 mm. und selbst darüber noch steigen kann. Die Geisseln, mit denen das Epithel des Nephrostoms versehen ist, sind etwa 0.05 mm. lang. Sie schwingen stets in den Trichterstiel hinein und führen z. B. Karminkörnchen, die man auf die frische Niere streut, aus ziemlicher Entfernung heran, so dass sie von dem erregten Strom in die Niere hineingerissen werden. Nachdem der Hals des Malpighischen Körperchens und

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. X., S. 25.

[2]) a. a. O., S. 23, Anm.

der Trichterstiel sich vereinigt haben, behält ihre gemeinsame Fortsetzung noch auf eine kurze Strecke das Geisselepithel, das sich dann plötzlich in ein Epithel verwandelt, das aus grossen polygonalen Zellen mit trübem Protoplasma und runden Kernen zusammengesetzt ist, gerade so wie wir es von den Coecilien beschrieben haben. Dieser zweite Abschnitt des Harncanälchens schlingt sich mehrfach hin und her und geht schliesslich in den kurzen dritten Abschnitt über, der mit einem ähnlichen Geisselepithel ausgekleidet ist wie der Hals; die Geisseln schwingen auch hier stets in der Richtung zum Harnleiter hin, mit dem der vierte Abschnitt, ein wimperloser Canal, die Verbindung herstellt. Der dritte Abschnitt scheint zu fehlen oder, wohl richtiger gesagt, durch einen wimperlosen Abschnitt ersetzt werden zu können; wenigstens habe ich in einigen Fällen vergebens danach gesucht. Das Epithel des vierten Abschnittes zeigt sehr schön den von Heidenhain beschriebenen Zerfall des Zellprotoplasmas in eine Anzahl von Stäbchen [1]).

Aus den hier geschilderten, zu mehr oder minder dichten Knäueln zusammengeballten Canälen setzt sich nun sowohl die Geschlechtsniere als auch die Beckenniere zusammen. Allein in Bezug auf Zahl und Anordnung derselben besteht in beiden Abschnitten ein erheblicher Unterschied. In der Geschlechtsniere sind diese Knäuel stets nur in einer Reihe angeordnet, und jedes von ihnen mündet für sich allein in den Harnleiter. Dabei kann die Zahl sowohl wie die Dimensionen der Knäuel nach den verschiedenen Arten, wie wir sehen werden, eine sehr verschiedene sein, ohne dass indessen dadurch eine wesentliche Complication der Verhältnisse herbeigeführt würde. Anders verhält sich in dieser Hinsicht die Beckenniere, wie sich schon nach ihrer viel gedrungeneren Gestalt vermuthen liess. Schon eine makroskopische Betrachtung lehrt, dass die Zahl der Malpighischen Körperchen in diesem Abschnitt bedeutend diejenige der am lateralen Rande austretenden Sammelröhren übertrifft. Ganz entsprechend verhalten sich die Nephrostomen. Verfertigt man einen mässig dünnen Schnitt von der Oberfläche der Beckenniere, so findet man fast Nephrostom an Nephrostom (Taf. III, Fig. 8). Um sich von den Beziehungen dieser Letzteren zu den Harncanälchen zu überzeugen, untersucht man am Besten Flächenschnitte von einer frischen Niere, die sich, da sie nicht sehr fein zu sein brauchen, mittels einer Scheere leicht herstellen lassen. Man sieht dann ohne Schwierigkeit, dass von jedem Nephrostom aus ein stark wimpernder Canal in die Tiefe zieht und nach kurzem Verlauf einen zweiten wimpernden Canal aufnimmt, in dem man, da er sich bis zu einem Malpighi-

[1]) a. a. O. S. 24, 25, Taf. II. Fig. 17 bis 20.

schen Körperchen verfolgen lässt, den „Hals" erkennt. Es besteht in der That die Beckenniere aus einer grossen Anzahl Harncanälchen mit ihren typischen Abschnitten sowohl wie Malpighischen Körperchen und Nephrostomen; jene münden aber nicht jedes einzeln in den Harnleiter, sondern vereinigen sich zu mehreren im Verlaufe ihres vierten Abschnittes; erst ihre gemeinsame Fortsetzung mündet in den Harnleiter.

Damit ist in kurzen Zügen das Schema gegeben, nach dem sich die Urodelenniere gebildet zeigt. Im Einzelnen finden sich natürlich mancherlei Verschiedenheiten, und zwar in viel erheblicherem Masse, als wir sie bei den Coecilien getroffen haben.

Während bei manchen Haien und Rochen die Segmentaltrichter nur während des Embryonallebens bestehen, bei erwachsenen Thieren dagegen obliterirt erscheinen, persistiren die Nephrostomen bei allen untersuchten Urodelen. Ihr Trichter entfaltet sich in den meisten Fällen zu einer bedeutenden Ausdehnung; ein schönes Beispiel dafür liefert Chioglossa lusitanica, von der ich ein Nephrostom der Geschlechtsniere sammt dem dazu gehörigen Malpighischen Körperchen auf Taf. III, Fig. 10 abgebildet habe. Der Durchmesser der Trichterscheibe beträgt in diesem Falle 0.6 mm. Sehr kleine Nephrostomen dagegen besitzt Proteus anguinus, aus dessen Geschlechtsniere die Fig. 11, Taf. III. entnommen ist, von einer Trichterscheibe kann man hier nicht eigentlich reden; sie bildet nur einen kleinen von Geisselzellen besetzten Wulst um das Nephrostom; der Durchmesser beträgt höchstens 0.013—0.016 mm.; zwischen diesen Extremen kommen alle Uebergänge vor. Gemeinsam ist allen Arten die Verbindung der Nephrostomen mit dem Hals eines Malpighischen Körperchens. In der Geschlechtsniere habe ich nie mehr als ein Nephrostom an einem Hals getroffen. In der Beckenniere dagegen findet man nicht selten, dass zwei Nephrostomen sich mit ihren Stielen vereinigen und gemeinsam mit dem Halse eines Malpighischen Köperchens sich verbinden (Taf. III, Fig. 8 tr'). Es kommt indessen auch das Gegentheil vor, dass nämlich der Stiel eines Nephrostoms sich gabelt und mit zwei getrennten Malpighischen Körperchen im Zusammenhang steht. Bisweilen endlich besteht eine solche Spaltung nur auf eine längere oder kürzere Strecke, indem sich die beiden Arme wieder zu einem einfachen Trichterstiel vereinigen. Möglicher Weise stehen diese drei Formen in genetischer Beziehung zu einander. Auf eine specielle Aufführung der Masse der Trichterscheiben bei den verschiedenen Arten glaube ich bei der grossen Unbeständigkeit dieser Verhältnisse verzichten zu dürfen. Ebenso beschränke ich mich hinsichtlich der Dimensionen der Malpighischen Körperchen auf eine kurze Angabe der Extreme. Die grössten Malpighischen Körperchen besitzt Proteus anguinus: ihr längster

Durchmesser beträgt bis 0.54 mm., der des Glomerulus bis 0.33 mm. Die kleinsten Malpighischen Körperchen finden sich in der Geschlechtsniere der männlichen Plethodon-, Spelerpes-Arten u. s. w.; sie erreichen nur 0.012 mm. im Durchmesser, der Glomerulus 0.008 mm. Etwa in der Mitte stehen in dieser Hinsicht unsere einheimischen Salamander und Tritonen.

Aus der obigen Schilderung von der Zusammensetzung der Geschlechtsniere aus einer Anzahl von isolirten, unverzweigten, mehr oder minder dicht verschlungenen Canälen geht hervor, dass der Absonderung einiger der vordern Nierenlappen von der Hauptmasse der Niere, welche von Leydig [1]) u. A. hervorgehoben worden ist, kein erhebliches Gewicht beizulegen ist, so sehr auch im einzelnen Falle das Aussehen des Organs dadurch beeinflusst werden mag. Sie kommt wohl bei allen Arten gelegentlich vor, ohne indessen irgendwo constant zu erscheinen.

Die obige, zunächst nach Beobachtungen an Triton und Salamandern entworfene Schilderung gilt nicht nur für diese Gattungen, sondern ebenso für Siredon, Amblystoma, Ellipsoglossa, Salamandrina. Bei zahlreichen, namentlich amerikanischen Arten dagegen findet eine oftmals unter gleichzeitiger inniger Anlagerung an den Harnleiter sehr erhebliche Reduction des Geschlechtstheiles der Niere statt, so dass es selbst bei längerer Erfahrung nicht selten schwer ist, sich von der Existenz eines solchen überhaupt zu überzeugen. Von dem italienischen Spelerpes (Geotriton) fuscus wurde dies bereits von Wiedersheim [2]) hervorgehoben; ebenso verhalten sich die andern von mir untersuchten Spelerpes-Arten (Spelerpes variegatus, Sp. Bellii), ferner Plethodon glutinosus, Desmognathus fuscus, Gyrinophilus porphyriticus und Batrachoseps attenuatus; dass der erste Beschreiber der letztgenannten Art, Rathke, die Geschlechtsniere vollständig übersehen hat [3]), ist um so eher begreiflich, als bei dieser Art, wie auch bei Amphiuma Taf. III, Fig. 4, der Geschlechtstheil der Niere nicht in geradliniger Verlängerung des Drüsentheils liegt, sondern seitlich von demselben entspringt; bei Batrachoseps liegt, wie ein Blick auf Taf. III, Fig. 5 zeigt, die hinterste Schlinge der Geschlechtsniere sogar statt vor, neben der Beckenniere. In den meisten Fällen ist es mir nicht gelungen, zu bestimmen, aus wie viel Knäueln oder, treffender gesagt, Schlingen sich dieser rudimentäre Gechlechtsabschnitt zusammensetzt; ebensowenig kann ich mit Sicherheit angeben, ob überall Malpighische Körperchen vorhanden sind. Ich habe

---

[1]) Leydig, „Fische und Reptilien" a. m. St.

[2]) Wiedersheim, Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus. Würzburg, 1875.

[3]) Rathke in Eschholtzs zoologischem Atlas zu Kotzebues zweiter Reise um die Welt. Heft 5, S, 4.

solche mit Sicherheit bei Plethodon, Batrachoseps, Spelerpes und Gyrinophilus wahrnehmen können. Im weiblichen Geschlecht geht die Reduction stets weniger weit als im männlichen; ja bisweilen, so bei Spelerpes fuscus ♀ kann von einer solchen überhaupt nicht wohl die Rede sein. In solchen Fällen finden wir auch die Nephrostomen normal entwickelt, die ich dagegen an den reducirten Geschlechtsnieren in der Regel vermisse; nur bei Spelerpes variegatus finde ich in beiden Geschlechtern solche. Ueber die Rückbildung der Nephrostomen in der Geschlechtsniere der Männchen werde ich mich weiter unten specieller auslassen. Im Gegensatz zu der scharf ausgesprochenen Trennung zwischen der Beckenniere und Geschlechtsniere bei den genannten Arten findet sich ein ganz allmählicher Uebergang zwischen beiden Abschnitten bei Menobranchus, Menopoma und Siren. Ein mittleres Verhalten seigen Salamandra etc.

Ein weiter Unterschied besteht in Bezug auf das Verhalten des Peritoneums zur Niere. Bei der Mehrzahl der Gattungen überzieht dasselbe nur die ventrale Seite der Niere und tritt von ihrem lateralen Rande, wo an einem meist schmalen Bande die Ausführungsgänge hängen, direct an die hintere Rumpfwandung; bei den Ichthyoden dagegen überzieht sie auch die dorsale Nierenfläche, so dass das Organ von allen Seiten vom Peritoneum umhüllt ist und in einer weiten Falte desselben liegt.

Legen wir uns nun die Frage vor, in welchem Verhältniss bei den Urodelen die Zahl der Nierenknäuel zu derjenigen der Wirbel oder Körpersegmente steht, so haben wir die beiden Nierenabschnitte gesondert zu betrachten. Die Zahl der Knäuel der Geschlechtsniere kann man am bequemsten mittels der Malpighischen Körperchen, oder der Nephrostomen oder endlich der in den Harnleiter mündenden Endabschnitte der Harncanälchen ermitteln, da es in den seltensten Fällen möglich ist, die Bestandtheile zweier auf einander folgender Knäuel hinreichend deutlich von einander zu trennen. Es müssen natürlich die drei genannten Theile immer in gleicher Zahl vorhanden sein. Verfährt man in der angegebenen Weise, so gelangt man zu folgendem Ergebniss. In fast allen Fällen ist die Zahl der Segmente der Geschlechtsniere grösser als diejenige der ihnen anliegenden Wirbel, in den meisten Fällen sogar grösser als die Zahl der die Leibeshöhle begrenzenden Wirbel überhaupt. Nur bei jenem, wegen seiner erstaunlichen Variabilität bekannten Spelerpes variegatus, Gray (Bolitoglossus mexicanus, Dum. u. Bibr.) habe ich bei einem Individuum (♀) eine genaue Uebereinstimmung zwischen der Zahl der Körper- und Nierensegmente beobachtet. Es besass zwölf Rumpfwirbel; über die drei hintersten derselben erstreckte sich die Beckenniere, über weitere sieben der Geschlechtsabschnitt; letzterer enthielt sieben Malpighische Körperchen. Bei einem zweiten

Exemplar (♀), das 15 Rumpfwirbel besass[1]), traf ich auf acht Wirbel im Geschlechtsabschnitt zwölf Malpighische Körperchen, bei einem dritten (♂) auf fünf Wirbel acht. Bei allen drei Exemplaren war die Zahl für beide Nieren die gleiche. Es entsprächen danach je zwei Körpersegmenten bei den beiden letzten Individuen drei Nierensegmente. Bei allen sonst von mir untersuchten Urodelen war die Zahl der Letzteren ein Multiplum der Ersteren, entweder das Zwei- oder das Drei- oder das Vierfache. Für jede Art scheint ein bestimmtes Verhältniss vorherrschend zu sein, doch finde ich oftmals bei verschiedenen Individuen derselben Art verschiedene Zahlen; so bei einer Salamandra maculosa auf 5 Wirbel 10, bei einer zweiten auf die gleiche Wirbelzahl 15 Nierensegmente; bei einer Ellipsoglossa nebulosa (♀) auf 6 Wirbel 12 Malpighische Körperchen und Nephrostomen, bei einem ♂ derselben Art auf 6 Wirbel 18 Malpighische Körperchen, Nephrostomen und Sammelröhren; bei zwei Weibchen von Amblystoma fasciatum einmal die zweifache, das andere Mal die vierfache Zahl von Nierensegmenten wie von Wirbeln. Salamandra maculosa, Triton cristatus und taeniatus besitzen in der Regel auf je einen Wirbel drei Segmente des Geschlechtsabschnittes der Niere, Spelerpes fuscus meistens zwei, und beim Axolotl habe ich immer vier, bei Proteus anguinus und bei einer Siren lacertina (♂) drei gefunden. Für Menobranchus, Menopoma und Amphiuma konnte ich die Zahl nicht bestimmen.

Ganz ausserordentliche Schwierigkeiten stehen der Bestimmung der in die Beckenniere aufgehenden Zahl von Nierenknäueln entgegen. Es besteht nicht nur, wie wir gesehen haben, eine Incongruenz zwischen der Zahl der Sammelröhren einerseits und derjenigen der Malpighischen Körperchen und Nephrostomen andrerseits, sondern es findet sich in den weitaus meisten Fällen keine Uebereinstimmung zwischen der Zahl der Sammelröhren — von denen man am Ersten Aufschluss zu erhalten erwarten sollte — bei beiden Geschlechtern. Da die Zahl durchaus nicht constant ist, so will ich mich begnügen, einige Beispiele anzuführen, zunächst vom männlichen Geschlecht. Bei Triton cristatus, dessen Geschlechtsniere auf je einen Wirbel in der Regel drei Segmente — im Ganzen 18 — besitzt, entsendet die nur über 4 Wirbel sich erstreckende Beckenniere einige zwanzig Sammelröhren zur Kloake. Bei Triton taeniatus verhält sich der Geschlechtsabschnitt der Niere wie bei der vorigen Art, während aus der Beckenniere nur 10 bis 12 Sammelröhren austreten. Bei den meisten Arten schwankt die Zahl zwischen 15 und 20. Ganz erstaunlich wird sie beim Axolotl, wo die 80

---

[1]) Herr Dr. Wiedersheim, dem ich das Thier verdanke, hat sich durch sorgfältige Untersuchung des Schädels von der Richtigkeit der Art-Bestimmung überzeugt.

bis 100 Sammelröhren ein mächtiges Bündel darstellen. Auffallend spärlich finde ich sie bei einem erwachsenen Männchen von Menopoma alleghanense, nämlich nur 9 oder 10. Bei Cryptobranchus japonicus sollen nach Schmidt[1]) gar nur zwei vorhanden sein. Im weiblichen Geschlecht sind die Sammelröhren der Beckenniere meistens weniger zahlreich. Da indessen hier der Harnleiter dem Nierenrande meistens recht eng anliegt, mithin also die Sammelröhren nur kurz sind, so ist es selten möglich, deren Zahl mit Sicherheit zu bestimmen. Es scheint mir stets eine Uebereinstimmung mit dem Verhalten des Geschlechtsabschnittes zu bestehen, so dass also auf je ein Körpersegment ein bis vier Sammelröhren kämen.

Die hier geschilderten Befunde über die feinere Zusammensetzung der Urodelen-Niere berechtigen uns, denke ich, zu dem Schlusse, dass die segmentirte Anlage der Niere, wie sie für die Plagiostomen und auch für die Coecilien constatirt worden ist, bei den Urodelen eine eigenthümliche Modification erfahren hat, in der Art, dass auf je ein Körpersegment eine verschiedene Anzahl unter sich gleichwerthiger Nierensegmente angelegt werden, etwa wie die chilognathen Myriapoden an einem Körpersegment zwei Beinpaare tragen, oder wie bei den Hirudineen auf ein Körpersegment mehrere Hautringe kommen. Ich will auf diesen Vergleich hier nicht näher eingehen, da der anatomische Befund vor Allem erst einer Bestätigung durch die Beobachtung der Entwicklungsgeschichte bedarf; ich werde daher erst im zweiten Theil dieser Arbeit diejenigen Fälle zu discutiren haben, welche sich als Analogien zu dem geschilderten Verhalten der Urodelen Niere heranziehen lassen. Es kommt mir hier nur darauf an, die Gründe darzulegen, welche mich die soeben behauptete Gleichwerthigkeit der Nierensegmente bei den Urodelen anzunehmen zwingen. Es wäre ja immerhin denkbar, dass, wie wir bei den Coecilien eine secundäre Vermehrung der Malpighischen Körperchen und Nephrostomen, sowie der von ihnen ausgehenden Harncanäle gefunden haben, etwas Aehnliches auch hier vor sich gegangen wäre, und in der That lässt auch wol das Verhalten der Beckennieren keine andere Auffassung zu. Es münden aber bei den Coecilien die secundär entstandenen Harncanäle mit den primären durch ein gemeinsames Sammelrohr aus, während bei den Urodelen, wie wir gesehen haben, im Geschlechtsabschnitt der Niere niemals eine Verzweigung der Harncanälchen stattfindet, sondern jedem Malpighischen Körperchen sein besonderes Sam-

[1]) F. J. J. Schmidt, Q. J. Goddard en J. van der Hoeven jun, „Anteekeningen over de anatomie van den Cryptobranchus japonicus." — Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem. 19. deel. Haarlem. 1862. p. 47. Taf. XI.

melrohr zukommt. Weitere Bestätigung für die vorgetragene Auffassung werden wir bei Betrachtung des Hodennetzes und seiner Beziehung zur Niere finden und ich will vorgreifend bemerken, dass auch meine allerdings noch lückenhaften Beobachtungen über die Entwicklung der Niere mich zu demselben Resultate führen, wie ich das bereits in meiner vorläufigen Mittheilung angedeutet habe[1]). Wie aber reimt sich damit die Incongruenz zwischen der Zahl der Sammelröhren der männlichen Beckenniere einerseits und der weiblichen Beckenniere sowie des Geschlechtsabschnittes bei beiden Geschlechtern andrerseits? Um nicht blosse Vermuthungen hier auszusprechen, muss ich abermals in das Gebiet der Entwicklungsgeschichte vorgreifen und bemerken, dass in der primären Anlage der Niere ein Unterschied zwischen eigentlichem Drüsen- und Geschlechtsabschnitt in dem Sinne, dass in ersterem mehr Nierensegmente auf ein Körpersegment kämen, oder dass auch nur die Zahl der Nephrostomen und Malpighischen Körperchen nicht mit derjenigen der Sammelröhren übereinstimmte, nicht besteht. Wir haben also anzunehmen, dass im männlichen Geschlechte eine secundäre Vermehrung der Sammelröhren der Beckenniere — auf einem hier hier nicht näher zu untersuchenden Wege — stattfindet. Abgesehen von der Ontogenie spricht hierfür nicht bloss der Vergleich mit dem Verhalten der Beckenniere des Weibchens, sondern auch das Verhalten der Sammelröhren beim Männchen selbst. Wir berühren damit einen wesentlichen Unterschied zwischen den Beziehungen des vordern und hintern Nierenabschnittes zum Harnleiter bei den beiden Geschlechtern, die in den älteren Schriften nicht immer ganz zutreffend geschildert worden sind. Fast vollkommen richtig ist Bidders Abbildung der männlichen Triton-Niere[2]); dagegen ist Leydigs Figur von den Harn- und Geschlechtswerkzeugen vom Landsalamander[3]), die neuerdings von Balfour reproducirt ist[4]), sowie Gegenbaurs Schema von Urogenitalapparat des Triton[5]) in mehreren Punkten nicht ganz correct.

In allen Fällen treten die Sammelcanäle des Geschlechtsabschnittes auf dem nächsten Wege, also mehr oder minder unter rechtem Winkel zur Längsachse des Körpers, an den Harnleiter; der vorderste von ihnen

---

[1]) „Die Segmentalorgane der Amphibien". Verh. d. med.-phys. Gesellsch. Würzburg, Bd. X.

[2]) a. a. O. Taf. II. Fig. 4.

[3]) Leydig „Lehrbuch der Histologie", S. 527. Fig. 257.

[4]) Balfour, „On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates". Journ. Anat. Physiol. vol. X. pt. I. p. 40, 41, Fig. 6, 7.

[5]) Gegenbaur, „Grundzüge der vergl. Anatomie", 2. Aufl. S. 874. Fig. 309. Ebenso im „Grundriss".

mündet in die Spitze des Harnleiters, so dass er als eine unmittelbare Fortsetzung desselben erscheint (Taf. III, Fig. 14 sr'). Ebenso wie in der Geschlechtsniere verhalten sich die Sammelröhren der Beckenniere gewöhnlich im weiblichen Geschlecht, bei einigen Formen, so bei Proteus, Menobranchus und Siren — nicht aber bei Menopoma und, nach Schmidt, bei Cryptobranchus — auch im männlichen Geschlecht. Bei der grossen Mehrzahl der Arten dagegen findet beim Männchen die Verbindung der Sammelröhren der Beckenniere mit dem Harnleiter erst unmittelbar vor dessen Mündung in die Kloake statt, so dass erst hier eine Vermischung des aus der Geschlechtsniere gelieferten Secretes mit demjenigen der Beckenniere erfolgt. Im Einzelnen kann die Beziehung der Sammelröhren zu einander und zum Hinterende des Harnleiters eine verschiedene sein, doch besteht in dieser Hinsicht keine erhebliche Mannichfaltigkeit. Nach der bereits angeführten Figur Bidders mündeten sämmtliche Sammelröhren in die hinterste derselben und erst durch diese in den Harnleiter. Das ist nicht ganz richtig: der nur sehr kurze gemeinsame Abschnitt ist ein Theil des Harnleiters selbst (Taf. III, Fig. 2). Oftmals findet oberhalb der Mündung in den letzteren eine Vereinigung zweier oder mehrerer Sammelröhren zu einem Canale statt, oder richtiger deuten wir im Hinblick auf die oben hervorgehobene secundäre Vermehrung der Sammelröhren diesen Befund vielleicht als die Folge einer nicht ganz vollendeten Spaltung. Als ein specieller Fall der verschiedenen hier möglichen Combinationen erklärt sich leicht das Verhalten bei Batrachoseps, von dem Rathke bemerkt: „Am auffallendsten war mir, dass bei dem männlichen Exemplare ein besonderer Harnleiter vorkam." Dieser „besondere Harnleiter" ist nichts als das vorderste Sammelrohr, das bis nahe vor die Kloake von dem Harnleiter abgespalten ist, während die folgenden sich sämmtlich mit ihm vereinigen (Taf. III, Fig. 5.). Wir haben hier also ganz dieselben Verhältnisse vor uns, wie Semper sie von den Haien geschildert hat: „mitunter verbinden sich diese (Harnleiter Sempers, meine Sammelröhren) zu einem einzigen wirklichen Harnleiter, mitunter aber münden jene isolirt in die Höhlung der Urogenitalpapille"[1]. Neuerdings hat Schneider angegeben, „bei den Weibchen der Urodelen tritt jederseits ein Wolffscher Gang in die Kloake, nachdem er alle Harncanälchen aufgenommen, bei den Männchen treten aber die Harnleiter (meine Sammelröhren, S.) einzeln, wenn auch nebeneinander

[1]) Semper, „Urogenitalsystem", S. 286.

in dieselbe" [1]). Unter allen Umständen kann diese Behauptung keine allgemeine Geltung beanspruchen, für Proteus, Siren und Menobranchus ist sie sicher unrichtig, und auch für die Mehrzahl der übrigen Urodelen kann ich sie nur dann bestätigen, wenn damit eine Vereinigung der Sammelröhren mit dem Harnleiter unmittelbar vor dessen Mündung in die Kloake bezeichnet sein soll. Nur bei einem männlichen Exemplar von Ellipsoglossa nebulosa habe ich die Urogenitalpapille nicht von einer Oeffnung, sondern von mehreren getrennten Mündungen der Sammelröhren durchbrochen gefunden. Sonst traf ich ausnahmslos immer nur eine gemeinsame Mündung für den Harnleiter und die Sammelröhren jederseits. Um diesen Punkt gegenüber den Angaben Schneiders festzustellen, habe ich eine grosse Anzahl von Querschnittreihen angefertigt, die allein sicheren Aufschluss geben können.

Die Sammelröhren der Beckenniere sind von den älteren Autoren als „Samenblasen" bezeichnet und auch Bidder, der zuerst ihren Zusammenhang mit der Niere sicher constatirt hat, nennt sie „Anhänge des Samenleiters, Analoga der Samenblase, die mit dem äussern Rande der Niere zusammenhängen." Sie sollen nach seiner Angabe bei brünstigen Thieren Sperma enthalten, das in dieselben vom Samenleiter aus zurückgestaut wäre. Duvernoy [2]) bestreitet das Vorkommen von Spermatozoen in denselben, und nach meinen Erfahrungen mit Recht: bei Tieren, deren Samenleiter vollgepfropft von Samenfäden war, ja deren Kloake und Harnblase solche enthielt, fand ich in den Sammelröhren nur eine Flüssigkeit, in der zahllose feinste Körnchen suspendirt waren. Es sind die Sammelröhren der Beckenniere bekanntlich nicht in allen ihren Theilen gleich mächtige Canäle: sie beginnen vielmehr an der Stelle, wo sie aus der Niere austreten, mit äusserst geringem Durchmesser, während sie in der Mitte als stattliche Schläuche erscheinen, deren Umfang nach dem Ende zu wieder auf den ursprünglichen zurückschrumpft. Dieser Dickenunterschied beruht weniger auf einer Zunahme des Lumens, als auf einer Verdickung des Epithels, das aus einem polygonalen zu einem hochcylindrischen wird.

Ehe ich die Niere verlasse und mich der Schilderung der Ausführungsgänge zuwende, muss ich noch einen Punkt kurz erwähnen, den Wiedersheim neuerdings hervorgehoben hat. Derselbe beschreibt bei Salamandrina [3]) einen Zerfall der Beckenniere in zwei hinter einander gelegene Hälften. Eine Untersuchung mehrerer Exemplare derselben Art hat mir gezeigt, dass diese Trennung nicht constant ist, namentlich beim Männchen fehlen kann. Tief gehende Querspalten, durch welche die vollständige Ab-

[1]) A. Schneider. „Ueber die Müllerschen Gänge der Urodelen und Anuren". — Centralbl. f. d. med. Wissenschaft 1876. Nr. 3.

[2]) Duvernoy, a. a. O. p. 95.

[3]) Wiedersheim, „Salamandrina und Geotriton", S. 157. Taf. XVI.

trennung gewissermassen vorbereitet erscheint, finden sich nicht nur bei Triton platycephalus (Euproctus Rusconii), wo sie Wiedersheim gefunden hat[1]), sondern bei zahlreichen andern Arten, doch nirgends constant. Da ich der Thatsache keine weittragende Bedeutung beizulegen vermag, verzichte ich auf eine Aufzählung der einzelnen Beobachtungen.

Die Ausführungsgänge.

Wie bei den Coecilien sind bei den Urodelen zwei Gänge an der Herausförderung der Producte der Urogenitaldrüsen betheiligt, die ihrer morphologischen Werthigkeit nach als Leydigscher (Wolffscher) und Müllerscher Gang zu bezeichnen sind. Der Leydigsche Gang fungirt in beiden Geschlechtern als Ausführungsgang beider Abschnitte der Niere: mit Rücksicht darauf haben wir ihn oben stets als Harnleiter bezeichnet. Der Müllersche Gang scheint nur im weiblichen Geschlecht zu functioniren; bei den Männchen ist er, wie wir sehen werden, zwar gleichfalls vorhanden, doch nur rudimentär.

Der Leidigsche Gang oder Harnleiter

verhält sich überall sehr einfach. Er beginnt an dem vordersten Segment der Geschlechtsniere (Taf. III, Fig. 1, 2, 3, 14, 15.), wo er als eine unmittelbare Fortsetzung des Endabschnittes des Harncanälchens erscheint, in das er im Bogen übergeht. Die Grenze zwischen beiden ist häufig durch das Aufhören des Pigmentes bezeichnet, das die Hüllen des Harnleiters wenigstens im männlichen Geschlechte fast regelmässig auszeichnet. Wo indessen, wie bei Desmognathus fuscus ♂, das Vorderende des Harnleiters sich zu einem dichten Knäul mit den Canälen des vordersten Nierensegmentes verschlingt, ist eine Grenzbestimmung vollkommen unmöglich. Der Gang läuft dann von vorn bis nach hinten am lateralen Nierenrande entlang, indem er successive die einzelnen Sammelröhren aufnimmt, deren Anordnung bereits beschrieben worden ist. Bei weiblichen Thieren liegt er dabei der Niere, namentlich dem vordern Abschnitt sehr dicht an, so dass es selten möglich ist, ihn mit blossem Auge, zumal da er nur sehr fein ist, durchweg zu verfolgen. Hinten werden die Sammelröhren häufig, wenigstens bei unsern einheimischen Arten etwas länger, so dass man den Harnleiter etwas vor der Niere abheben kann. Bei Proteus ist, wie bereits Leydig[2]) bemerkt hat, meistens das Umgekehrte der Fall, ,,die betreffenden Gänge sind im vordern Nierenabschnitt immerhin noch etwas länger als nach hinten zu, wo sie sich mehr und mehr verkürzen und dadurch den Ureter immer

---

[1]) Wiedersheim, ,,Bemerkungen zur Anatomie des Euproctus Rusconii". Annali del Museo Civico di Genova 1875, vol. VII. tav. XX.

[2]) Leydig. ,,Fische und Reptilien". S. 79.

inniger an die Nierensubstanz anziehen.“ Im weiblichen Geschlecht ist der Harnleiter immer unpigmentirt.

Bei den Männchen verhält sich der Leydische Gang, abgesehen von der oben geschilderten Beziehung zu den Sammelröhren, wesentlich ebenso wie bei den Weibchen. Er erreicht indessen im Zusammenhang mit seiner Function als Harnsamenleiter hier eine viel mächtigere Entwickelung. Bei geschlechtsreifen Thieren ist er immer mehr oder minder stark gewunden. Seine bindegewebigen Hüllen enthalten meistens ein dunkles, in sternförmigen Zellen angesammeltes Pigment, dessen Farbe von lichtem Braun bis zu Schwarz wechselt.

In der Nähe der Kloake angelangt, rücken in beiden Geschlechtern die Harnleiter an die ventrale Nierenfläche und gegen die Mittelebene des Körpers hin, ohne sich indessen nach meinen ausdrücklich auf diesen Punkt gerichteten Beobachtungen jemals zu vereinigen, wie es nach Wiedersheim beim männlichen Triton platycephalus (Euproctus) der Fall sein soll [1]. Bei dem einzigen Exemplar, das mir zu Gebote stand, mündeten die Harnleiter jeder Seite getrennt auf der Spitze einer kleinen, niedrigen Papille. Das Weibchen dieser Art konnte ich leider nicht untersuchen. Das Verhalten der Harnleiter bei den männlichen Urodelen an ihrer Mündungsstelle in die Kloake, gegenüber dem Harnblaseneingang, ist bei den verschiedenen Arten nur insofern verschieden, als die Oeffnung entweder auf einer kurzen Papille angebracht ist, oder sich nicht aus dem Niveau der Kloakenwand erhebt, beziehungsweise sogar etwas eingezogen ist. Urogenitalpapillen finden sich bei den Männchen von Salamandra, Triton, Proteus, Ellipsoglossa, Desmognathus, Siredon, Salamandrina; in flache Kloakentaschen münden die Harnleiter bei Plethodon glutinosus. Möglich indessen, dass diese Verschiedenheiten durch Verschiedenheiten in der geschlechtlichen Reife bedingt sind.

In Betreff der Mündung der Harnleiter bei den Weibchen geben fast alle Autoren an, derselbe gehe, nachdem er alle Sammelröhren aufgenommen, in den Eileiter. Der Einzige, soviel ich weiss, der das Verhältniss anders schildert, ist Martin St. Ange [2]. Obwohl Stannius die Darstellung, welche dieser Autor von dem Urogenitalapparate des Triton cristatus gegeben hat, mit Recht eine oberflächliche nennt, so muss ich St. Ange doch in diesem Punkte trotz aller gegentheiligen Angaben von trefflichen Beobachtern wie Bidder, Leydig u. A. zustimmen. Verfolgt man den Harnleiter nach der Kloake hin, so sieht man ihn zunächst an die dorsale Seite des

[1] Wiedersheim. „Euproctus“. S. 20.

[2] Martin St. Ange. „Etude sur l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés“. — Mém. prés. à l'Acad. Paris. 1856, t. XIV. p. 116.

ventral und gegen die Mittellinie gerückten Eileiters treten. Die Verbindung bleibt aber nur eine äusserliche. Führt man z. B. bei Salamandra maculosa oder beim Axolotl, wo die Mächtigkeit des Harnleiters dies zulässt, eine feine Borste in denselben ein, so kommt diese nicht aus der Eileiterpapille hervor, sondern aus einer dorsalwärts von dieser gelegenen Oeffnung (Taf. III, Fig, 17 lg'.). Um sich noch bestimmter davon zu überzeugen, dass thatsächlich kein Zusammenhang zwischen den Hohlräumen beider Canäle besteht, spaltet man darauf den Eileiter der Länge nach bis zu seiner Mündung in die Kloake auf, und findet ausnahmslos die Borste ausserhalb des Eileiters. Bei kleineren Arten und bei denjenigen grösseren Formen, bei denen das Lumen des Harnleiters sehr eng ist, zerlegt man am zweckmässigsten das Hinterende der Niere sammt den ihm anliegenden Ausführungsgängen in Querschnittreihen. Mit Hülfe dieser Methode, die ich stets auch da angewendet habe, wo mir von einer Art nur ein Exemplar zu Gebote stand, und mittels deren ich alle auf andere Weise gewonnenen Befunde controlirt habe, konnte ich alle Angaben von einer Vereinigung des Harnleiters mit dem Eileiter als irrig nachweisen. In Taf. III, Fig. 18 theile ich Beispiels halber einen Querschnitt durch die Kloake von Desmognathus fuscus mit: Links mündet der Eileiter (mg') an der Spitze einer Papille, während der Harnleiter (lg') an der Basis derselben austritt; rechts haben beide Canäle (mg und lg) das Kloakenepithel noch nicht erreicht. Von dieser Regel habe ich nicht eine einzige Ausnahme beobachtet, obwohl ich alle mir zur Verfügung stehenden Arten, zum Theil mehrfach, mit grösster Sorgfalt darauf untersucht habe. Ebensowenig habe ich einen Fall gefunden, wo sich die Harnleiter beider Körperhälften mit einander vereinigt hätten, wenn sie sich auch oftmals sehr nahe rücken.

Die Harnblase.

Ueber die Harnblase, welche eine Aussackung der ventralen Kloakenwand gegenüber der Mündung der Harnleiter darstellt, habe ich nur zu bemerken, dass sie bei Salamandra, Triton, Salamandrina, Spelerpes, zweizipflig, dagegen bei den Ichthyoden und bei Gyrinophilus, Ellipsoglossa und Desmognathus unter den Salamandrinen einzipflig ist.

Der Müllersche Gang.

Während der Leydigsche Gang immer am Vorderende der Niere entspringt, liegt der Anfang des Müllerschen Ganges ausnahmslos weit vor demselben, in weitaus den meisten Fällen an der vordersten Grenze der Leibeshöhle, in der Gegend der Lungenwurzeln. Nur bei zwei Gattungen ist dasselbe weiter nach hinten gerückt, nämlich bei Proteus in das Gebiet des neunten bis zehnten Rumpfwirbels, wie dies schon die älteren Autoren

richtig angegeben haben, und bei Batrachoseps attenuatus, dessen erster Beschreiber, Rathke, bereits sagt, die Eileiter reichten wie bei Proteus nur bis an die Mitte der Leber [1]). Für die specielle Darstellung müssen wir die Männchen und Weibchen auseinander halten; wir beginnen mit den letzteren.

Die Eileiter. Dem bisher über die Eileiter der Urodelen Bekannten habe ich nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Das Vorderende derselben ist stets mit einer bald engeren, bald weiteren trichterförmigen Oeffnung versehen, dem ostium abdominale tubae, das wol immer von Wimperepithel ausgekleidet ist. Von diesem aus verlaufen sie am lateralem Nierenrande, mit dem sie durch ein breiteres oder schmäleres Halteband verbunden sind, in der Jugend vollkommen gestreckt, später und namentlich während der Brunst vielfach gewunden, bis an die Kloake, in deren dorsaler Wand sie, meistens auf zwei Papillen (Taf. III, Fig. 17, mgp.) ausmünden. Einen Fall, wie ihn Wiedersheim von Triton platycephalus schildert, wo die Muskelschichten der beiden Eileiter sich zu einem gemeinsamen uterusartigen Hohlraum vereinigen, in dessen Grunde auf kurzen, ausschliesslich von der Mucosa gebildeten Zäpfchen die Oeffnungen der getrennten Abschnitte liegen, habe ich niemals beobachtet. Leider konnte ich kein Weibchen jener Art selbst untersuchen. Als Uterus pflegt man sonst den hinteren Abschnitt des Eileiters bei lebendiggebärenden Urodelen zu bezeichnen. Bei Salamandra maculosa ist die Grenze zwischen beiden Theilen nicht scharf ausgeprägt und wol auch thatsächlich im einzelnen Falle je nach der Zahl der Embryonen schwankend. Bei Salamandra atra, welche in jedem Eileiter nur einen Embryo zur Reife bringt, ist der Uterus oder der hintere Theil des Oviductes durch sein stärkeres Lumen und die mächtigere Musculatur seiner Wandung sehr scharf von dem vordern Stücke abgesetzt. Eine ähnliche Sonderung in einen Eileiter im engern Sinne und einen Uterus zeigt Spelerpes fuscus, wonach zu vermuthen ist, dass auch diese Art lebendige Junge zur Welt bringt. Nach diesem Kriterium sind alle Ichthyoden ovipar, eine Annahme, deren Richtigkeit für den Proteus neuerdings durch Fr. E. Schultze erwiesen ist [2]). Im Eileiter von Siren lacertina fand ich nahe dem Hinterende eine Anzahl Eier, deren etwa 2 mm. im Durchmesser besitzender Dotter von einer starken Gallerthülle umgeben war. In Bezug auf die histologischen Verhältnisse der Eileiterepithelien habe ich keine eingehenden Studien gemacht. Im Allgemeinen kann ich nur bemerken, dass bei oviparen Arten die Eileiter von einem hohen, oftmals nicht ganz

---

[1]) Rathke. Eschholtz Atlas, a. a. O. S. 5.

[2]) Fr. E. Schultze. Z. f. w. Z. Bd. XXVI. S. 350.

einfachen Cylinderepithel ausgekleidet sind, dessen Zellen entweder ein ganz helles oder mit Körnchen dicht erfülltes Protoplasma besitzen, während die bindegewebige Grundsubstanz und die organische Musculatur nur spärlich entwickelt ist. Bei viviparen Arten dagegen erlangt die letztere eine sehr bedeutende Ausbildung, das Epithel aber bleibt niedrig.

Die männlichen Tuben. Die Kenntniss der den Eileitern des Weibchens entsprechenden Canäle der männlichen Urodelen ist hauptsächlich durch Leydigs „Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien" begründet. In diesen classischen Untersuchungen ist zum ersten Mal der Nachweis geführt worden, dass der schon von Rathke, Bidder und andern ältern Autoren gesehene „Endfaden" des Samenleiters, welcher vom Vorderende dieses bis in die Gegend der Lungenwurzel zieht, oftmals durch dunkles Pigment ausgezeichnet, nicht ein solider Faden, sondern ein mit einem Epithel ausgekleideter Canal ist. Leydig schildert sein Verhalten speciell bei Salamandra, Triton, Siredon, Proteus und Menopoma. Für die erstgenannten Gattungen führt er den Nachweis, dass dieser Canal „nicht die Fortsetzung des Harn-Samenganges ist, wie es für das blosse Auge den Anschein hat, sondern dieser geht bogenförmig herüber zum Anfang der Niere, vielmehr ist es ein eigener Gang, der nur dem pigmentirten Harn-Samenleiter ganz dicht angeheftet ist, indem beide Canäle eine gemeinsame Bindegewebshülle besitzen." Ueber das hintere Ende dieses Canales sagt Leydig nichts Genaues: „man kann ihn weit nach hinten verfolgen, wobei er immer dem Harn-Samenleiter dicht anliegt, bis er zuletzt allerdings in ihn einmündet [1]." Eine ganz ähnliche Schilderung giebt Leydig für Triton. Nicht vollständig klar ist die Beschreibung des entsprechenden Ganges bei Proteus. Leydig giebt nur an, dass er zwischen der Nierenspitze und seinem Ende in der Gegend des 9. oder 10. Wirbels einen hohlen Canal mit Epithel darstelle; ob er bei Proteus, abweichend von Salamandra und Triton, eine Fortsetzung des Harn-Samenleiters darstellt, wird nicht ausdrücklich angeführt. Dagegen ist in seiner Fig. 30, Taf. IV, das Verhalten in dieser Weise dargestellt, und auch, soviel ich sehe, von allen späteren Autoren (Gegenbaur, Waldeyer) so wiedergegeben worden. Danach sollte beim männlichen Proteus nur ein Canal vorhanden sein, dessen hinterer Abschnitt die Sammelröhren der Niere aufnimmt, während der vordere, von der Nierenspitze ab, wie der Eileiter beim Weibchen offen in die Leibeshöhle mündete. Ebenso soll es sich nach Wittich bei

---

[1]) Leydig, a. a. O. S. 75. Taf. IV. Fig. 29.

Menobranchus lateralis verhalten[1]). Leydigs Angaben über Menopoma sind in diesem Punkte ungenügend. Umfassendere Untersuchungen sind über diesen Gegenstand meines Wissens seither nicht angestellt. Schmidt in seiner Anatomie des Cryptobranchus japonicus und van der Hoeven in derjenigen des Menobranchus haben ihr Augenmerk nicht darauf gerichtet. Dagegen bestätigt Wiedersheim Leydigs Angaben über Salamandra und Triton für Spelerpes fuscus (Geotriton) und Triton platycephalus (Euproctus)[2]).

Unter solchen Umständen blieb für mich noch eine Ertrag versprechende Nachlese übrig, die ich denn auch mit möglichster Sorgfalt vorgenommen habe. Vor Allem kann ich in jeder Hinsicht bestätigen, was Leydig für Salamandra und Triton angegeben hat. Am Besten eignen sich zur Beobachtung der männlichen Tube junge, noch nicht geschlechtsreife Exemplare, bei denen der Harnleiter noch nicht gewunden ist, sondern gestreckt am Nierenrande entlang zieht. Zur Bestimmung des hinteren Endes des Ganges bedarf es indessen auch hier schon der Querschnitte. Mit Hülfe dieser gelingt es leicht, den Canal bis unmittelbar vor die Kloake zu verfolgen. Wie im weiblichen Geschlecht der Eileiter, so hat sich die männliche Tube an die ventrale Wand des Harnleiters gelegt, und an dieser Stelle findet man sie auch noch wenige Schnitte vor der Mündung des letzteren in die Kloake, als einen mit einem Cylinderepithel ausgekleideten, mit einem deutlichen, wenn auch engen Lumen versehen, von dem Harnleiter durch eine Schicht Bindegewebe getrennt. Zur thatsächlichen Verbindung beider Canäle kommt es, meinen Beobachtungen nach, nirgends. Vielmehr sehe ich stets den Müllerschen Gang verschwinden, unmittelbar vor der Mündung des Harnleiters. Ein Zusammenhang der Lumina besteht sicher nicht; dagegen habe ich in einzelnen Fällen eine Berührung der Epithelien beobachtet. Ich muss danach die männliche Tube von Salamandra und Triton für einen hinten blind geschlossenen, in seinem übrigen Verlaufe mit einem deutlichen Lumen versehenen Canal erklären, der an keiner Stelle mit dem Lumen des Harnleiters in offenem Zusammenhange steht. Ganz dasselbe Verhalten habe ich bei Siredon, Ellipsoglossa, Chioglossa, Desmognathus, Pleurodeles und Salamandrina gefunden. Nicht beobachtet habe ich das Hinterende bei Amblystoma fasciatum, Spelerpes variegatus, Menobranchus und Menopoma. Bei den beiden letztgenannten Arten konnte ich indessen, entgegen Wittichs und Leydigs (?)

---

[1]) Wittich. „Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Amphibien". Z. f. w. Z. Bd. IV. S. 139. Taf. IX. Fig. 18.

[2]) Wiedersheim a. a. O.

Angaben, auf eine weite Strecke den Müllerschen Gang neben dem Leydigschen nachweisen, bei Menobranchus als einen soliden Zellstrang, bei Menopoma als einen hohlen Canal, der vollständig in der Musculatur und der Bindegewebshülle des Harnleiters eingeschlossen lag. Solide fand ich die Tube ferner bei Spelerpes variegatus und Gyrinophilus porphyriticus. Vollständig vermisste ich ihn neben dem Leydigschen Gange bei Batrachoseps, obwohl Reste des vordern Abschnittes, wie wir sehen werden, auch hier zu erkennen waren.

Das Verhalten des vordern, zwischen der Lunge und der Nierenspitze gelegenen und des eben besprochenen hintern Abschnittes stimmt auch in andern Punkten nicht immer überein. Selbst innerhalb einer Art ist dieser Abschnitt sehr veränderlich. Schon bei Salamandra maculosa und bei unsern einheimischen Tritonen findet man an Stelle eines hohlen Canales gelegentlich einen von bald rundlichen, bald mehr länglichen, von Cylinderzellen ausgekleideten Cysten unterbrochenen Faserzug; es ist mit andern Worten die Continuität des Canales unterbrochen und so derselbe in einzelne völlig isolirte Stücke zerfallen. So fand es auch Wiedersheim bei Spelerpes fuscus und Triton platycephalus. Ich fand diese Cysten ferner bei Plethodon glutinosus, Spelerpes variegatus, Salamandrina perspicillata, Desmognathus fuscus, Menobranchus und Siren, obwohl bei den vier letztgenannten Arten der hintere Tubenabschnitt als continuirlicher Canal, resp. Zellstrang erhalten war. Dass in dieser Hinsicht individuelle Unterschiede bestehen, ging schon aus meinen oben angeführten Beobachtungen an Salamandra und Triton hervor. Es findet seine Bestätigung in der Thatsache, dass Wittich bei einem Menobranchus den vordern Tubenabschnitt nicht nur als Canal, sondern sogar mit einem trichterförmigen Ostium abdominale versehen fand.[1]) Ganz dasselbe gilt auch für Proteus; hier kann ich leider die Angaben Leydigs nicht in jeder Hinsicht bestätigen. Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten männlichen Individuen fand ich vor der Nierenspitze einen mit Cylinderepithel ausgekleideten Canal, der völlig mit Leydigs Schilderung übereinstimmt. In einem Falle dagegen fand ich statt eines continuirlichen Ganges nur einen von den oben geschilderten Cysten unterbrochenen Faserstrang, der sich an das bogenförmig in das vorderste Nierensegment übergehende Ende des Harnleiters ansetzte. Bei allen denjenigen Thieren indessen, wo der vordere Abschnitt als Canal erhalten war, bildet derselbe niemals eine Fortsetzung des Harnleiters, wie es nach Leydigs oben citirter Abbildung der Fall sein sollte, sondern verläuft ganz deutlich neben demselben nach hinten, bis unmittelbar vor die

---

[1]) Wittich, a. a. O. Fig. 18.

Kloake, wo er, wie bei den übrigen Gattungen, blind endet, ohne mit dem Harnleiter zu communiciren. Der Müllersche Gang ist leicht an gefärbten Präparaten des lateralen Nierenrandes, noch sicherer an Querschnitten (Taf. III, Fig. 19) durch denselben zu beobachten. Danach ist es mir sehr wahrscheinlich, dass auch Wittich bei seinem Menobranchus den neben dem Harnleiter gelegenen Abschnitt des Müllerschen Ganges übersehen haben dürfte, zumal wenn ich bedenke, dass derselbe bei dem von mir untersuchten Exemplare hier mit Sicherheit constatirt werden konnte. Immerhin wird es zur Entscheidung erneuter Untersuchungen an reichlicherem, womöglich frischem Material bedürfen.

Einen soliden Zellstrang bildete der vordere Tubenabschnitt bei Batrachoseps und Gyrinophilus.

Verschieden wie der Canal selbst, verhält sich auch sein vorderes Ende. In den meisten Fällen, namentlich wol in allen, wo der vordere Abschnitt in isolirte Cysten zerfallen ist, endet er blind: eine der Cysten schliesst ihn ab. In andern Fällen verschwindet er allmählich, ohne dass man seine Grenze bestimmt erkennen könnte. In noch andern endlich besitzt er, wie der Eileiter, ein ostium abdominale. Ein solches finde ich mit Leydig bei Proteus; Wittich fand es, wie bereits erwähnt, bei seinem Menobranchus. Ich habe es ferner bei einem Amblystoma fasciatum und bei einigen Exemplaren vom Axolotl beobachtet. (Taf. III, Fig. 16 ot.).

Hinsichtlich der oben geschilderten Cysten, welche sich an Stelle des vordern Abschnitt der männlichen Tube oftmals finden, kann ich übrigens ein gewisses Bedenken nicht verschweigen. Da ich solche Cysten einige Male neben einem in seinem Zusammenhange erhaltenen Canale angetroffen habe, so ist es mir zweifelhaft geworden, ob man die Cysten überhaupt als einen Rest des Müllerschen Ganges betrachten dürfe. Möglicher Weise könnten es rudimentär gebliebene Nierenknäuel sein, doch spricht dagegen wol ihre Ausdehnung bis weit nach vorn. Es könnten auch Bildungen sui generis sein. Nebennieren sind es nicht; diese finden sich mit ihrem abweichenden, vollständig charakteristischen Aussehen nicht weit davon, der Aorta eng anliegend. Uebrigens finden sich andrerseits wieder alle Uebergänge zwischen winzigen kugligen Cysten und langen schlauchartigen Gebilden, die von Abschnitten eines eigentlichen Müllerschen Canales gar nicht zu unterscheiden sind, dass mir die oben angenommene Deutung doch die richtige zu sein scheint.

Im Anschluss an diese Schilderung des Müllerschen Ganges bei den männlichen Urodelen müssen wir kurz einen Blick auf die demselben nach Leydig anhängenden Rudimente des Müllerschen Knäuels werfen. So deutet Leydig einen „liniengrossen hellen, birnförmigen Körper, der

vom Bauchfell ausgeht, in die Bauchhöhle vorspringt, aus Bindegewebe besteht, einige vereinzelte Pigmentzellen haben kann und in seinem blinden Grunde einen knäuelförmig gewundenen Canal liegen hat. Die Windungen des Canals haben das Caliber von Harncanälchen und sind von hellem in Essigsäure sich trübenden Zellen ausgekleidet. Ein Ausläufer des Canals wendet sich gegen den (Müllerschen) „Gang", verkümmert meist bald, manchmal erreicht er den „Gang" noch, häufig aber sehe ich, dass bloss der bindegewebige Stiel des ganzen Körpers der nächsten Umgebung des Ganges aufsitzt." [1]) Leydig hat dieses Gebilde „häufig auf der Höhe des Schlundes" gefunden. Leider muss ich bekennen, dass es mir trotz eifrigen Suchens nicht gelungen ist, jemals etwas zu finden, was ich für den von Leydig beschriebenen Körper halten könnte. Die Nebennieren, welche in dieser Gegend eine stattliche Grösse erreichen, liegen hinter dem Peritoneum, stimmen auch überdies so wenig zu Leydigs Schilderung, dass ich meine Vermuthung, es könne eines ihrer Knötchen zu den Angaben Leydigs Veranlassung gegeben haben, bald fallen lassen musste. Es bleibt mir nichts übrig, als anzunehmen, dass dies Knäuel wie alle rudimentären Gebilde in seinem Vorkommen sehr variabel ist, und dass Leydig zufällig unter den von ihm untersuchten Thieren ausnahmsweise viele damit behaftete getroffen hat, während mir das Gegentheil passirt ist. Ich habe zu wiederholten Malen zahlreiche Individuen darauf untersucht, im Ganzen wol 30 bis 40 Stück, und kann nicht glauben, dass mir ein liniengrosser Körper, über dessen Lage ich durch Leydigs Abbildung und Beschreibung hinreichend orientirt war, namentlich nach Behandlung mit Chromsäure, hätte entgehen können. Infolgedessen bin ich natürlich auch nicht im Stande, zu entscheiden, ob Leydigs Deutung dieses Körpers als eines Ueberrestes des Müllerschen Knäuels richtig ist. Götte spricht die Vermuthung aus, man werde darin nicht sowohl einen Rest des Müllerschen Knäuels als vielmehr des neben demselben liegenden Gefässknäuels zu erblicken haben. [2]) Dagegen scheint mir sowohl Leydigs Angabe von einem die Verbindung mit dem Müllerschen Gange vermittelnden Stiele, als auch die Existenz einer Kapsel, welche jenem Gefässknäuel immer fehlt, zu sprechen. Bei den von mir oben beschriebenen Rudimenten des Müllerschen Knäuels von männlichen Coecilien (siehe S. 18 u. 19) lag die Kapsel, d. h. der Peritonealüberzug den Canälen eng an. Entscheidend würde, abgesehen von einem entwickelungsgeschichtlichen Nachweise, die Beobachtung von trichter-

---

[1]) Leydig, „Fische und Reptilien", S. 75. Taf. IV. Fig. 29.

[2]) Götte, „Unke", S. 835. Anm.

förmigen Oeffnungen in den Kanälen des Knäuels sein, wie sie sich bei dem Embryonen stets finden.

Dieselbe Deutung giebt Leydig einem Gebilde, das er bei Menopoma gefunden hat, obwohl demselben die Kapsel fehlt. Er schildert es folgendermassen: „Im vordern Theil der Leibeshöhle, wo der (Müllersche) Gang in der Schlundgegend verläuft, fällt symmetrisch rechts und links ein Körper auf, der mit dem Gang in Verbindung steht. Der Körper ist anderthalb Linien gross und hat die Gestalt einer Troddel oder Quaste. Sein Stiel ist hell, die Quaste selber aber erscheint etwas gelblich. Der Stiel ist etwa $1/3'''$ breit, besteht aus Bindegewebe und ist ein in die Abdominalhöhle frei vorspringender Fortsatz des Bauchfelles. Auf diesem Stiel sitzt die gelbliche Quaste, sie ist nichts anders als ein vielfach verschlungener Canal, der $0.024'''$ breit ist und innen die Reste eines Epithels hat, dessen Kerne $0.004'''$ messen. Was aber ausdrücklich hervorgehoben zu werden verdient, ist, dass dieser geknäuelte Canal keine besondere Hülle hat, im Gegentheil die einzelnen Windungen ragen unbedeckt in die Leibeshöhle. In den bindegewebigen Stiel verliert sich von dem Knäuel aus ein Fortsatz, der aber den an der Basis des Stieles weiter nach vorne ziehenden (Müllerschen) Gang nicht erreicht, sondern vorher obliterirt ist.“ [1]) Der Beschreibung und Abbildung Leydigs in jeder Beziehung entsprechende Körper habe auch ich bei meinen Exemplar gefunden. Leider war es nur ungenügend erhalten, so dass ich den oben citirten Worten nichts hinzuzufügen vermag. Dass es derselbe Körper wie der vom Salamander beschriebene sein sollte, scheint mir einigermassen unwahrscheinlich. Hier könnte Göttes Vermuthung eher das Richtige treffen.

Bei andern Gattungen habe ich keine Spur eines solchen Körpers gefunden.

Die Eierstöcke.

Die Eierstöcke sind in der ganzen Reihe der Urodelen nach einem Typus gebaut, innerhalb dessen sich keinerlei wesentliche Differenzen nachweisen lassen. Sie stellen jederseits einen ringsum geschlossenen, länglichen Schlauch dar. Der im Innern desselben gelegene Hohlraum ist stets ununterbrochen, niemals, wie wir das bei den Anuren finden werden, in Kammern getheilt. Die Wand dieses Hohlraums besteht aus einem schwach entwickelten bindegewebigen Stroma, das in dünnen Zügen die darin eingebetteten Eier umfasst. Derselbe ist von einem einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet, während die äussere Oberfläche des Eierstockes

---

[1]) Leydig, a. a. O. S. 83. Taf. IV. Fig. 28.

von dem Peritonealepithel überzogen ist, das stellenweise auch beim erwachsenen Thier den Charakter des Keimepithels beibehält und zur Ersetzung der verbrauchten Eier dient. Näher kann ich auf diesen Vorgang, der ohne Kenntniss der ersten Entwicklungsstadien des Organes nicht wohl behandelt werden kann, hier nicht eingehen; ich muss mir daher eine eingehendere Schilderung für den zweiten Theil vorbehalten. Die histologische Structur der jungen und reifen Eier ist aus früheren zahlreichen Beobachtungen hinreichend bekannt, so dass ich mich begnügen kann, der Vollständigkeit halber zu erwähnen, dass dieselben von einem plattzelligen Follikel umschlossen sind, den ich besonders schön bei Spelerpes variegatus entwickelt fand (Taf. IV, Fig. 1). Der Dotter des reifen Ovarialeies besitzt die bekannten Täfelchen von wachsglänzendem Aussehen. Er umschliesst ein verhältnissmässig grosses Keimbläschen, an dem ich keine Membran beobachten konnte. An der Peripherie dieses letzteren angeordnet finden sich stets mehr oder minder zahlreiche bläschenförmige Keimflecken. Durch den Entwicklungsgrad der Eier wird eine verschiedene Gestalt des Ovariums bedingt: in der Jugend erscheint dasselbe fein körnig, während bei geschlechtsreifen Thieren die umfangreichen reifen Eier dem Ganzen ein traubiges Aussehen verleihen.

Eine Verbindung der Eierstöcke mit den Eileitern besteht bekanntlich nicht. Sie sind vielmehr an einem ziemlich breiten Haltebande, das von der Wurzel des Darmmesenteriums entspringt, frei in der Leibeshöhle aufgehängt. Die Eier werden durch Platzen der Follikel nicht in den Hohlraum des Ovariums, sondern in die Leibeshöhle entleert und hier durch die Thätigkeit des in derselben verbreiteten Wimperepithels vor die Tubentrichter geführt. Ueber die Verbreitung des Wimperepithels besitze ich keine Beobachtungen.

Die Hoden.

Die Hoden entsprechen ihrer Lage nach vollständig den Ovarien des Weibchens. Wie diese sind sie stets symmetrisch an beiden Seiten des Körpers entwickelt, doch von sehr viel mannichfaltigeren Formen als jene. Die hier bestehenden Verschiedenheiten betreffen indessen nicht nur die äussere Gestalt, sondern auch den innern Bau. In Bezug auf diesen lässt sich als allen Arten gemeinsam die Existenz eines von vorn nach hinten verlaufenden Ganges bezeichnen, den ich seiner Function wegen als Sammelgang bezeichnen werde, ohne damit ausdrücken zu wollen, dass ihm auch bei den Urodelen die Bedeutung eines Zuwachsorganes zukäme, welche uns für den gleichnamigen Canal des Coecilienshodens wahrscheinlich geworden ist. Um diesen Sammelgang gruppiren sich die den Hoden zusammen-

setzenden Kapseln in dreifach verschiedener Anordnung, entweder so, dass der Gang in der Mitte radiär gestellter Ampullen liegt, wie es in Taf. IV, Fig. 2 von Batrachoseps dargestellt ist, oder es sind die Ampullen fächerförmig zu dem dann am Rande des Hodens gelegenen Gange angeordnet, wie bei Menobranchus (Taf. IV, Fig. 3), oder endlich, es sind die in diesem Falle stets kurzen, mehr kugligen Ampullen, längs der Aeste des ungemein reich verzweigten Sammelganges angeordnet, so bei Salamandra, Triton und Siredon. Zwischen diesen drei Formen finden sich indessen mannichfache Uebergänge; selbst verschiedene Abschnitte eines und desselben Hodens verhalten sich in dieser Hinsicht ungleich. So rückt bei den Hoden mit centralem Sammelgang der letztere am vordern Ende meistens an die Peripherie. Dasselbe findet bei der an dritter Stelle aufgeführten Form statt. Weitere Verschiedenheiten bestehen innerhalb der ersten beiden Gruppen hinsichtlich der Form der Kapseln [1]). Die Extreme bieten uns Menobranchus mit ausserordentlich langen schlauchförmigen und Batrachoseps mit kurz keilförmigen Kapseln dar (Taf. IV, Fig. 2).

Die äussere Gestalt des Hodens ist sowohl bei den verschiedenen Arten als auch innerhalb derselben Art nach dem Alter sehr mannichfaltig. Bei Ichthyoden (Proteus, Siren, Menopoma und Menobranchus) stellt der Hode einen mehr oder minder cylindrischen, vorn in der Regel spitz auslaufenden, hinten dagegen abgerundeten oder selbst bisweilen kolbenförmig angeschwollenen Körper dar. In Leydigs Abbildung des Proteushodens [2]) ist derselbe nach meinen Beobachtungen, denen allerdings keine geschlechtsreifen Individuen zu Grunde lagen, nicht ganz treffend dargestellt; ich habe ihn niemals so kurz kegelförmig gefunden. Ob bei Menopoma eine solche Gliederung des Hodens in mehrere durch Einschnürungen gesonderte Abschnitte, wie Wittich ihn abbildet [3]), normaler Weise vorkommt, vermag ich nicht anzugeben: bei meinem Exemplar besass er eine einfach cylindrische Form wie in Bidders Fig. 6. Bei allen Spelerpes-Arten hatte er die in Fig. 1. Taf. III (Sp. variegatus) dar-

---

[1]) Im entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt werden wir sehen, dass zwischen solchen Kapseln, deren Inhalt in einer Brust verbraucht wird, während dann neue Kapseln an die Stelle derselben treten, — also ganz wie es nach Semper bei den „Ampullen" des Plagiostomenhodens der Fall ist — und solchen, welche ausser den zur Reife gelangenden Elementen noch Zuwachsgebilde für eine oder mehrere folgende Brunsten enthalten, mannichfache Uebergänge vorkommen. Als eine diese Extreme umfassende Bezeichnung empfiehlt sich ein möglichst indifferenter Ausdruck, wie der im Text gebrauchte.

[2]) Leydig, „Fische und Reptilien", Taf. IV. Fig. 30.

[3]) Wittich. Z. f. w. Z. Bd. IV. Taf. IX. Fig. 18.

gestellte Gestalt; ähnlich bei Batrachoseps, Plethodon, Gyrinophilus und dem einzigen untersuchten Männchen von Chioglossa lusitanica. Bei Ellipsoglossa nebulosa und naevia war er in drei Exemplaren lang cylindrisch mit zugespitzten Enden. Beim Axolotl erscheint er als eine breite, dicke, von zahlreichen Unebenheiten besetzte Platte. Ganz besonders hat die Form des Salamander- und Tritonhodens, dem sich Desmognathus und wahrscheinlich auch Salamandrina anschliessen, von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher erregt. Kein Anatom, der den Bau der Geschlechtsorgane dieser Thiere beschrieben hat, hat es unterlassen, zu bemerken, dass der Hode in mehrere hinter einander gelegene und verschieden gefärbte, sowie mit verschiedenem Inhalte versehene Abschnitte zerfalle. So sagt Leydig: „Die Farbe der einzelnen Abtheilungen wechselt zwischen weiss, grau und schwefelgelb, was von dem Inhalt der Hodenschläuche herrührt. In den grauen Lappen haben die kurzen Drüsenschläuche keine Spermatozoiden, sondern sind von grossen, 0.0120‴ messenden, Zellen ausgefüllt. Der Inhalt der Zellen ist blass, feinkörnig, der grosse Kern hat mehrere Nucleoli. Die Hodenabtheilungen mit schwefelgelber Farbe haben in denselben Zellen gelbe Fettkügelchen und nur die weiss aussehenden zeigen die bekannten, schönen, mit undulirender Membran besetzten Spermatozoiden“.[1]) Im Wesentlichen gleiche Schilderungen finden sich bei den übrigen Autoren. Duvernoy, der besonders eine Einsicht in die Gesetzmässigkeit dieser Gliederung zu gewinnen gesucht hat[2]), ist zu keinem befriedigenden Resultat gelangt. Er glaubt, die Zahl der Abschnitte sei allein abhängig von der Brunst, da er keine constanten Altersunterschiede zu entdecken vermochte. Die eingehendere Erörterung dieser Frage muss ich bis zur Darstellung der Entwickelung und des Wachsthums verschieben, will indessen hier bemerken, dass die so charakteristische Gestalt eines Salamanderhodens nicht etwa der Ausdruck einer segmentirten Anlage des Organs ist, sondern lediglich das Product complicirter Wachsthums-, Regenerations- und Degenerationsvorgänge. Nach Leydig sollen „die Hoden von Salamandra sich von rechts und links durch ein graues, fadenförmiges Endstück, welches nach vorn und gegen die Medianebene sich neigt, von beiden Seiten und zwar gerade über dem Magen mit einander in Verbindung setzen“.[3]) Den grauen Endfaden habe ich zwar auch gefunden, denselben auch nach vorn gegen das Mesenterium ziehen sehen; allein er verliert stets vor seinem Ende bereits die Drüsenzellen, stellt

[1]) Leydig, a. a. O. S. 74.
[2]) Duvernoy, „Fragments“, a. a. O. S. 22 ff.
[3]) Leydig, „Fische und Reptilien“, S. 74.

also nichts dar, als den vordern, mit etwas verdicktem Rande versehenen Theil des Mesorchiums, wie sich Aehnliches auch bei andern Arten findet; es ist der pigmentirte Faserzug, den Wiedersheim bei Spelerpes fuscus beschrieben und abgebildet hat.[1])

Es wäre hier der Ort, eine vergleichende Beschreibung der Spermatozoen der Urodelen anzufügen. Allein da mir vor manchen Gattungen keine geschlechtsreifen Thiere vorgelegen haben — so von keinem Ichthyoden — und bei andern wiederum der Erhaltungszustand dieser zarten Gebilde begreiflicher Weise ein sehr mangelhafter war, so verlohnt es sich nicht, näher darauf hier einzugehen. Ich will nur erwähnen, dass zu den Gattungen, bei denen Samenfäden mit undulirendem Saum vorkommen, auch Plethodon gehört; bei Pl. glutinosus war ein solcher in deutlichster Weise darzustellen. Dagegen besitzt Desmognathus sicher keine undulirende Membran.

Das Hodennetz.

In dem Mesorchium, das den Hoden mit dem medialen Nierenrande verbindet, findet sich wie bei den Coecilien ein bald einfacheres, bald complicirteres Netz von feinen Canälen, welche mit dem Sammelgang des Hodens einerseits, andrerseits mit der Niere in Verbindung treten. Dieses Hodennetz kann entweder, wie bei den Coecilien, in zwei wesentlich verschiedene Abschnitte, einen segmentalen und einen nicht-segmentalen, zerfallen (Taf. III, Fig. 2, 14 und 15), oder aber es kann nur aus ersterem bestehen (Taf. III, Fig. 1). Der nicht-segmentale Abschnitt, welcher dem Hoden zunächst liegt, besteht aus quer verlaufenden Canälen (Fig. 14, hq) in unbeständiger Zahl und einem in bald grösserer, bald geringerer Ausdehnung parallel der Niere ziehenden Längscanal (hl). Dieser hängt dann seinerseits durch die segmentalen Quercanäle oder vasa efferentia (ve) mit der Niere zusammen, und zwar entspringt jedes vas efferens aus einem Malpighischen Körperchen, das dadurch aus einem gestielten in ein „reitendes“ verwandelt wird. Bei denjenigen Gattungen dagegen, wo es nicht zur Bildung eines Längscanales des Hodennetzes kommt — und zwar sind dies diejenigen Gattungen, bei denen die Geschlechtsniere in hohem Grade reducirt erscheint, also Spelerpes, Batrachoseps, Plethodon — treten die auch hier von den Malpighischen Körperchen entspringenden vasa efferentia ohne Unterbrechung bis zum Sammelgang des Hodens hinüber (Taf. III, Fig. 1 ve.). Damit ist in den Hauptzügen das Verhalten des Hodennetzes bei den Urodelen geschildert. Im Einzelnen kommen natürlich mancherlei Verschiedenheiten auch hier vor. Vor Allem betreffen dieselben die Zahl

[1]) Wiedersheim, „Salamandrina und Geotriton“, S. 165, Taf. XV. Fig. 123, B. S.

der betheiligten Nierensegmente, von denen wiederum die Zahl der vasa efferentia abhängt. Ganz feststehende Zahlen lassen sich hier allerdings nicht angeben; es finden sowohl individuelle Schwankungen hier statt als auch Verschiedenheiten zwischen den beiden Körperhälften. Im grossen Ganzen kann man indessen sagen, dass alle Segmente der Geschlechtsniere an der Bildung der vasa efferentia betheiligt sind. Das mag auf den ersten Blick selbstverständlich erscheinen, rührt doch die Bezeichnung Geschlechtsniere eben von dieser Beziehung zum Ausführungsapparat des Hodens her. Allein die eben angedeuteten Unregelmässigkeiten nöthigen uns, die Bestimmung der Ausdehnung des Geschlechtsabschnittes der Niere nicht sowohl von den vasa efferentia abhängig zu machen, als vielmehr von dem oben angegebenen Verlauf der Sammelröhren der Niere zum Harnleiter, so dass derjenige Abschnitt der Niere, dessen Sammelröhren direct zum Harnleiter treten, als Geschlechtsniere zu bezeichnen wäre, während der Theil, dessen Sammelröhren sich erst kurz vor der Kloake vereinigen, die Beckenniere bildet. Diese Definition steht in Einklang mit dem Verhalten der Geschlechtsnieren bei Plethodon, Spelerpes und Batrachoseps; soweit die Sammelröhren direct zum Harnleiter treten, ist die Reduction erfolgt, obwohl oft nur ein Theil der Segmente vasa efferentia entsendet. Dies Verhalten der Sammelröhren bietet uns das einfachste Mittel zur Bestimmung der Grenze der beiden Nierenabschnitte. Wo jedoch, wie bei den meisten Ichthyoden, sich die Sammelröhren in allen Theilen der Niere gleich verhalten, muss man zu einem andern Hülfsmittel greifen, und da bietet sich ausser dem — nicht überall ausgebildeten — Längscanal des Hodennetzes wol nichts Anderes dar als die Einfachheit der Nierensegmente. Soweit die Zahl der Nephrostomen und Malpighischen Körperchen mit derjenigen der Sammelröhren übereinstimmt, soweit reicht die Geschlechtsniere. Dass es in allen Fällen sehr schwierig sein wird, auf diese Weise die Grenze zu bestimmen, ja oftmals kaum möglich, brauche ich nicht zu bemerken. Für die Weibchen wird man die Grenze zwischen den beiden Nierenabschnitten entweder nach dem zuletzt besprochenen Kriterium — der Einfachheit der Segmente — oder durch Vergleichung mit der Ausdehnung der männlichen Geschlechtsniere im Verhältniss zur Zahl der anliegenden Wirbel bestimmen.

Zu den Gattungen, bei denen das Hodennetz in einen segmentalen und einen nicht-segmentalen Abschnitt zerfällt, oder wo, was dasselbe sagt, ein Längscanal sich ausbildet, gehören Salamandra, Triton, Siredon mit Amblysptoma, Menobranchus, Menopoma, Cryptobranchus [1]), Siren,

---

[1]) nach Schmidt, a. a. O.

Ellipsoglossa, Chioglossa, Salamandrina, kurz, die grosse Mehrzahl der Gattungen. Bei Salamandra finde ich meistens 15 bis 18 vasa efferentia, bei Triton 12 bis 15, bei Siredon pisciformis 30 bis 32, bei Salamandrina 6 bis 8. Ausnahmlos entspringt das erste vas efferens hier dem Malpighischen Körperchen des vorderen Nierensegmentes. In der Regel ist das auch bei den Gattungen ohne Längscanal, also bei Spelerpes, Plethodon, Desmognathus, Gyrinophilus und Batrachoseps der Fall. Doch habe ich bei Spelerpes variegatus (Taf. III. Fig. 1) das erste vas efferens vom dritten Malpighischen Körperchen, das dritte und letzte vom fünften austreten sehen. Dieser Befund ist übrigens ganz vereinzelt geblieben und mag daher möglicher Weise ein abnormes Verhalten darstellen. Als Regel kann man aber für diese Gruppe angeben, dass wie die Geschlechtsniere so auch die vasa efferentia eine gewisse Reduction erfahren haben. Es sind nicht nur dieselben auf die vordersten Segmente beschränkt, sondern bei den hinteren von ihnen ist oftmals noch das Lumen obliterirt. So finde ich bei Spelerpes fuscus (Geotriton) nur die zwei bis drei ersten vasa efferentia als deutliche Canäle mit weitem Lumen ausgebildet, während darauf noch zwei bis drei weitere folgen, welche nichts als dünne solide Zellstränge darstellen. Bei Desmognathus fuscus ist sogar nur das vorderste vas efferens functionsfähig entwickelt; die in unbeständiger Zahl vorhandenen hinteren sind vollständig rudimentär. Ein diesem völlig analoges Verhalten habe ich bei der ersten Gruppe, mit Längscanal, niemals beobachtet. Allein schon Bidder giebt an[1]), das Sperma trete vorzugsweise durch die vordersten Nierenknäuel, während es sich in den übrigen nur sparsam und nicht beständig finde. Ich kann diese Notiz nach meinen eigenen Erfahrungen vollkommen bestätigen, muss sogar erklären, dass ich bei Salamandra, Triton und Siredon, die ich frisch untersuchen konnte, ausnahmslos nur in den vordersten zwei bis drei Nierensegmenten, ganz besonders aber in dem ersten, Sperma gesehen habe. Die übrigen vasa efferentia waren immer durch mehrfache Querwände versperrt und gestatteten dem vom Längscanal aus andringenden Samen den Durchgang nicht. Zu einer völligen Obliteration des Lumens dieser vasa efferentia scheint es indessen nicht zu kommen.

Den beiden, in der voranstehenden Schilderung auseinander gehaltenen Gruppen aber ist gemein eine scheinbare Abweichung von dem Verhalten, das wir bei den Coecilien gefunden hatten. Dort lagen zwischen je zwei durch ihren Zusammenhang mit vasa efferentia ausgezeichneten Malpighischen Körperchen, mehrere, welche keine derartige Verbindung besassen. Anders

[1]) Bidder, a. a. O. S. 37.

ist das bei allen Urodelen; hier wird niemals ein Malpighisches Körperchen überschlagen, sondern alle zwischen dem vordersten und hintersten vas efferens gelegenen Malpighischen Körperchen verhalten sich völlig gleich. Es liefert uns diese beachtenswerthe Thatsache einen neuen Beweis für die völlige Gleichwerthigkeit der einzelnen Segmente der Geschlechtsniere: ein jedes besitzt ein Malpighisches Körperchen, ein Nephrostom, ein Sammelrohr und, im männlichen Geschlecht, ein vas efferens.

Wir haben jetzt noch kurz die Beziehungen der vasa efferentia zu den Malpighischen Körperchen im Speciellen und ferner die Modificationen im Bau der Geschlechtsniere zu betrachten, welche mit ihrer Beziehung zum Hoden in Zusammenhang stehen.

Die vasa efferentia sind, soweit sie nicht, wie oben angegeben, rudimentär geworden sind, mit einem deutlichen, von Cylinderepithel ausgekleideten Lumen versehen. Wimperung habe ich darin niemals beobachtet. Ebenso verhält sich der Längscanal und die nicht segmentalen Quercanäle. Die vasa efferentia setzen sich nun entweder an das dem Ansatz des „Halses" gegenübergelegene Ende der Bowmanschen Kapsel oder aber sie rücken dem „Halse" näher. Das erstere Verhalten ist das normale bei Salamandra und Triton (Taf. III, Fig. 9), das letztere fand ich als Regel bei Siren (Taf. III, Fig. 12), beim Axolotl dagegen kam Beides ungefähr gleich häufig vor. Das Epithel, das die Kapsel des Malpighischen Körperchens auskleidet, ist in der Regel wimperlos; beim Axolotl sah ich jedoch mehrfach die Flimmerung sich aus dem „Halse" über einen grösseren oder geringeren Theil der Kapsel verbreiten.

Für die Schätzung des morphologischen Werthes der vasa efferentia von grosser Bedeutung ist das Verhalten der Nephrostomen. Bei den Coecilien hatten wir ausnahmslos an dem Halsedes primären Malpighischen Körperchens auch den Segmentaltrichter gefunden. Was bei den Coecilien Regel ist, kommt aber bei den Urodelen nur bei erwachsenen Thieren blos ausnahmsweise in der Jugend vor. Untersucht man die Geschlechtsniere nicht-geschlechtsreifer männlicher Salamander oder Tritonen, so findet man dieselbe Zusammensetzung wie beim Weibchen, abgesehen zunächst vom Hodennetz: mit jedem Malpighischen Körperchen ist in typischer Weise durch Vermittelung des Halses, ein Nephrostom verbunden. Bei erwachsenen Thieren dieser Gattungen dagegen vermisst man regelmässig die Nephrostomen. Betrachtet man aber den „Hals" etwas genauer, so bemerkt man nicht selten an demselben kurz vor seinem Uebergang in den zweiten Canalabschnitt einen grössern oder kleinern Höcker, in welchem man den letzten Ueberrest des Trichterstieles erkennt, wenn man die Mittelstadien aufsucht und bei diesen statt eines Höckers eine hohle Sprosse zur Nierenoberfläche

ziehen sieht, wo man oftmals noch statt Plattenepithel Cylinderepithel findet, einen Ueberrest der Scheibe des Nephrostoms. Ein solches degenerirendes Nephrostom ist auf Taf. III, Fig. 9 abgebildet. Zwischen diesem Stadium und der völligen Rückbildung trifft man alle Uebergänge.

Nach den älteren Darstellungen von Duvernoy, Leydig u. A. sollte man erwarten, auch eine Verkümmerung der Malpighischen Körperchen in der männlichen Geschlechtsniere eintreten zu sehen. Leydig sagt ausdrücklich, eine Erweiterung der Canälchen in Gefässglomeruli aufnehmende Kapseln fände in den vordersten abgelösten Nierenstückchen bei Salamandra maculosa nicht statt[1]). Auf seine Schilderung der vasa efferentia vom Proteus gehe ich unten noch specieller ein. Duvernoy behauptet, bei Triton cristatus kämen in dem von ihm als Nebenhoden bezeichneten vordern Nierenabschnitt nur abnormer Weise Glomeruli vor[2]). Leydig hat in seiner trefflichen, mehrfach citirten Abhandlung sein Augenmerk mehr auf die Rudimente der männlichen Tube gerichtet und die feineren Verhältnisse der vasa efferentia des Hodens zur Niere weniger ins Auge gefasst: so erklärt sich, warum er des schon von älteren Beobachtern wie Bidder beschriebenen Längscanales des Hodennetzes nicht Erwähnung thut. In derselben Thatsache glaube ich auch die Ursache erblicken zu dürfen, weshalb er die Glomeruli übersehen hat. Duvernoy dagegen, welcher gegenüber „ce jeune anatomiste“ Bidder, der unabhängig von ihm den Bau des Urogenitalsystems der männlichen Tritonen in einer von keinem seiner Nachfolger übertroffenen und auch von Duvernoy nicht erreichten Vollkommenheit erkannt hatte, behauptete, der Nebenhode sei eine Bildung sui generis, die mit der Niere keinerlei Verwandtschaft zeige, war in einem Vorurtheile befangen, das ihn an einem klaren Verständniss der Verhältnisse verhinderte. Bidders Angabe, in jedem Knäuel des „Nebenhodens“ fände sich ein Malpighisches Körperchen mit einem Glomerulus, ist durchaus zutreffend. Nur liegt allerdings der Glomerulus innerhalb der Kapsel, nicht neben oder unter derselben, wie Bidder angiebt. Auch den von Bidder in seiner Fig. VII abgebildeten Fall, wo das Gefässknäuel nicht in der trotzdem typisch entwickelten Kapsel liegt, sondern in das vas deferens hineingerückt ist, habe ich mehrfach beobachtet. Das von Bidder geschilderte Verhalten ist aber keineswegs Triton allein eigenthümlich, sondern kommt fast allen Urodelen zu. Eine Reduction des Malpighischen Körperchens habe ich nur da bemerkt, wo die Geschlechtsniere auch in ihren übrigen Theilen sehr erheblich verkümmert war, allein auch nur bei einer Gattung, für welche ich die

---

[1]) Leydig, „Fische und Reptilien“, S. 75.

[2]) Duvernoy, a. a. O. p. 91.

mangelhafte Entwicklung der männlichen Geschlechtsniere als charakteristisch angegeben hatte. Bei Spelerpes fuscus und variegatus, Batrachoseps attenuatus, Plethodon glutinosus und Gyrinophilus porphyriticus finde ich deutliche, wenn auch nur kleine Malpighische Körperchen, denen niemals der Glomerulus fehlt; ihr Durchmesser bleibt allerdings immer hinter demjenigen der in der Beckenniere gelegenen zurück, so dass man sie mit gewissem Rechte als verkümmert bezeichnen kann. Nur bei Desmognathus fuscus habe ich vergeblich nach einem Malpighischen Körperchen gesucht, eine Thatsache, die mit der hochgradigen Reduction, welche die Geschlechtsniere bei dieser Gattung erfährt, wohl in Einklang steht. Von der Regel, dass der als Nebenhode fungirende vordere Nierenabschnitt sich auch durch echte Malpighische Körperchen als ein Bestandtheil der Niere charakterisirt, weichen auch die Ichthyoden nicht ab. Ein Malpighisches Körperchen mit seinem grossen Glomerulus aus der Geschlechtsniere von Siren lacertina ♂ habe ich in Taf. III, Fig. 12, mk. abgebildet, und ein Blick auf die bei schwacher Vergrösserung angefertigte Zeichnung der Geschlechtsniere von Proteus anguinus zeigt, dass auch bei dieser Form weder die Gefässschlingen noch deren Kapseln fehlen, trotz Leydigs gegentheiliger Angabe, die ich etwas ausführlicher hier besprechen will. Nach Leydigs Schilderung entspringt bei Proteus aus der Spitze des Hodens ein einziger Ausführungsgang, der bald seine Richtung gegen die abgelösten vordern Nierenlappen nimmt. „Er hat sich indessen aber gablig getheilt, die Aeste haben sich wieder vereinigt und indem sie nochmals auseinander gegangen sind, ein kleines Netz gebildet, dessen zwei bis drei Ausläufer jetzt in die freien Nierenläppchen eingehen oder richtiger gesagt, durch ihre Verknäuelungen diese am vordern Nierenende abgesetzten Lappen bilden. Ausdrücklich erwähnen will ich, dass in letzteren die Canäle keine Erweiterungen zeigen, daher auch keine Gefässglomeruli besitzen, auch sind diese isolirten Nierenlappen von mehr weisslicher Farbe, während die Niere selber röthlicher erscheint“[1]).

Meine Beobachtungen weichen in mehreren Punkten von denen Leydigs ab. Ich will dabei bemerken, dass es wohl kein Object unter den Urodelen giebt, bei dem einer klaren Erkenntniss des Hodennetzes so erhebliche Schwierigkeiten entgegenstehen, wie bei Proteus. Der ganze mediale Nierenrand ist nämlich so dicht durch Nebennierenmassen verpackt, dass es nicht ohne sorgfältige Präparation gelingt, die einzelnen Canäle in ihren Zusammenhange zu unterscheiden. In Folge dessen ist es mir nicht immer gelungen, die Verhältnisse mit befriedigender Klarheit zu erkennen. In allen Fällen indessen konnte ich mit Sicherheit nachweisen, dass die

---

[1]) Leydig, a. a. O. S. 80.

vordersten Nierenlappen — welche nicht regelmässig von den dahinter gelegenen durch einen Zwischenraum getrennt sind — echte Malpighische Körperchen mit einem Gefässglomerulus besassen, und zwar verhielten sich diese zum Hodennetz ganz ebenso, wie bei allen übrigen Urodelen: sie communicirten mit den vasa efferentia. Die letzteren aber bestanden nicht einfach in den durch Spaltung eines einfachen aus dem Vorderende des Hodens entspringenden Ausführungsgängen entstandenen Aesten, sondern traten von den Malpighischen Körperchen zunächst an einem Längscanal, und dieser setzte sich durch weitere, in verschiedener Zahl vorhandene Quercanäle mit dem Sammelgang des Hodens in Verbindung. Im Einzelnen kommen mancherlei Verschiedenheiten bei verschiedenen Individuen vor. Einen Fall habe ich in Figur 15, Taf. III. abgebildet. Aus dem Sammelgang des Hodens entspringen kurz vor der Hodenspitze zwei Quercanäle, welche sich durch eine Brücke mit einander verbinden und darauf in einen sich über eine grössere Anzahl von Nierensegmenten erstreckenden Längscanal einmünden. Dieser Längscanal besitzt jedoch nur in seinem nach vorn ziehenden Abschnitt ein Lumen, während er hinten in Gestalt eines sehr feinen soliden Zellstranges erscheint. Von dem vordern Abschnitt entspringen drei vasa efferentia, welche sich an die vordersten drei Malpighischen Körperchen ansetzen. Das vierte und fünfte vas efferens besitzen dieselbe Beschaffenheit wie der hintere Abschnitt des Längscanales, sind also solide und sehr dünn; dass ich keine Blutgefässe vor mir hatte, ist unzweifelhaft. Auch diese vasa efferentia konnte ich bis an zwei Malpighische Körperchen verfolgen. Dagegen gelang es mir nicht, zwischen den dann folgenden Malpighischen Körperchen und dem Rudiment des Längscanales Verbindungsstränge zu erkennen. Es finden sich danach bei Proteus alle wesentliche Theile eines Hodennetzes wie bei unsern Salamandern und Tritonen, nur in gewissem Grade reducirt, ob durch Rückbildung im Laufe der Ontogenie, oder indem die Theile niemals vollständig angelegt werden, muss ich einstweilen dahingestellt sein lassen. Die vorderen Nierenlappen entstehen also auch nicht durch Aufknäuelung der vasa efferentia selbst, wie Leydig will, sondern sind aus echten Harncanälen zusammengesetzt, an denen sich sogar bisweilen die Nephrostomen erhalten. Abgesehen von der Existenz der von Leydig übersehenen Malpighischen Körperchen lassen sich meine Befunde übrigens recht wohl mit denen jenes Beobachters in Einklang bringen. Es ist natürlich sehr leicht möglich, dass die Reduction des hinteren Abschnittes des Längscanales noch weiter fortschreitet, als es in dem eben geschilderten Beispiele der Fall gewesen ist; ich habe mich selbst bei einigen Präparaten vergeblich bemüht, denselben darzustellen. Ebenso kann das Hodennetz

statt mit zweien oder mehreren mit einem Quercanal aus dem Sammelgang des Hodens entspringen. Und damit wäre das von Leydig abgebildete Verhalten vollständig hergestellt. Nur muss ich die Theile etwas anders deuten. Das dem Hoden zunächst gelegene Stück des Ausführungsganges wäre der einzige Quercanal, sein grösseres Stück der Längscanal des Hodennetzes, und die Gabeläste, in welche sich jener theilt, die vordersten, allein zur Ausbildung gelangten vasa efferentia in dem von mir oben festgestellten Sinne.

Die Samenmasse muss nach den im Voranstehenden ausführlich geschilderten anatomischen Befunden bei den Urodelen folgenden Verlauf nehmen. Nachdem sie durch die Quercanäle des Hodennetzes in den Längscanal desselben getreten, strömt sie vorwiegend durch die vordersten vasa efferentia ab, in die Malpighischen Körperchen der vordersten Nierensegmente, und durchsetzt hier die Harncanälchen ihrer ganzen Länge nach bis zum Eintritt in den Leydigschen Gang, der also als Harn-Samenleiter dient. Die von der Function hergenommene Bezeichnung Nebenhode wäre danach eigentlich auf eine bald grössere, bald geringere Zahl der vordersten Segmente der Geschlechtsniere zu beschränken. Da indessen die Möglichkeit, wenigstens in der Mehrzahl der Fälle, nicht ausgeschlossen ist, dass das Sperma auch einmal durch eines der hintern vasa efferentia in die Niere eintritt, ferner in morphologischer Hinsicht zwischen den hintern und vordern Segmenten der Geschlechtsniere kein Unterschied besteht, so wird man immerhin die Bezeichnung Nebenhodentheil der Niere als synonym mit Geschlechtsabschnitt in dem oben definirten Sinne anwenden können. Ob die Canäle desselben nun ausser der Ableitung des Samens noch die Function der Harnabsonderung besitzen, oder ob diese auf die hintern Segmente oder endlich vollends auf die Beckenniere beschränkt ist, kann ich natürlich nach meinen rein anatomischen Untersuchungen nicht entscheiden, finde indessen in denselben keinen Grund, dem Nebenhodentheil die Fähigkeit der Harnproduction abzusprechen.

Das aus der Geschlechtsniere in den Harn-Samenleiter abgeflossene Sperma verweilt hier, bis es zur Begattung verwendet wird. Dass es von dem Hinterende dieses Canales bisweilen in die hier ausmündenden Sammelröhren der Beckenniere rückwärts hineingedrängt wird, ist nach den Angaben Bidders wahrscheinlich; wie bereits oben erwähnt, habe ich es indessen stets nur im Harn-Samenleiter selbst, und zwar hier in ungeheuren Massen gefunden. Die Vermischung mit dem Secret der Beckenniere erfolgt sicher erst unmittelbar vor der Ausmündung der Canäle in die Kloake.

In der Kloake finden sich bekanntlich bei unsern einheimischen Tritonen Begattungsapparate in Gestalt von etwa pilzförmigen Papillen. Die

Formen der entsprechenden Theile bei den verschiedenen andern Urodelen sind sehr mannichfaltige; ich habe sie indessen, als ausserhalb meiner eigentlichen Aufgabe liegend, nicht näher in ihren Umwandlungen verfolgt, will nur bemerken, dass dieselben weder auf die Gattung Triton beschränkt noch andrerseits bei allen Arten dieser Gattung vorhanden sind.

Bei Coecilia rostrata hatten wir Rudimente des Hodennetzes auch im weiblichen Geschlechte gefunden. Dieselben lassen sich auch bei Urodelen leicht zur Anschauung bringen. Bei Salamandra, Triton und Siredon, die ich auf diesen Punkt untersucht habe, entsendet jedes Malpighische Körperchen der Geschlechtsniere des Weibchens ein vas efferens, bald in Form eines kurzen Canales, bald als soliden Zellstrang. Alle diese vasa efferentia verbinden sich unter einander durch einen Längscanal, von dem dann einige Quercanäle zum Ovarium hinziehen, ohne indessen dieses jemals zu erreichen; sie enden vielmehr, wie bei den Coecilien, blind im Mesoarium.

Ausser den beschriebenen Canälen der Niere sollen nach Waldeyers Angabe beim weiblichen Triton Canäle vorkommen, die er dem Epoophoron der Amnioten vergleicht. „Man findet nämlich in der Bauchfellfalte zwischen Niere und Urogentialcanal (Harnleiter?) einzelne zarte epithelführende Canälchen, gewöhnlich mit körnigem Detritus gefüllt, die sich von den Blutgefässen deutlich unterscheiden. Von da nach dem Hilus ovarii hin habe ich keine epithelführenden Canäle mehr finden können, vielleicht sind sie aber auch dort bei andern Species vorhanden[1].“ Was nun die thatsächlichen Befunde anbetrifft, so habe ich mich vergeblich bemüht, zwischen der Niere und dem Harnleiter andere Canäle zu finden als die oben beschriebenen Endstücke der Harncanälchen, die Sammelröhren. Zwischen Harn- und Eileiter sind nur Blutgefässe vorhanden. Ich möchte vermuthen, dass Waldeyer Theile des rudimentären Hodennetzes vor Augen gehabt hat, wenn nicht die von ihm angegebene Lage dem widerspräche. Dass indessen dieses mit dem, einen Ueberrest der Urniere darstellenden Epoophoron der Amnioten nichts zu thun haben kann, geht schon daraus zur Genüge hervor, dass die Niere der Amphibien, wie dies Waldeyer selbst ausspricht, der Urniere der Amnioten homolog ist, also nicht wohl ausserdem noch mit Rudimenten einer solchen verbunden sein kann.

Fassen wir zum Schluss die gewonnenen Ergebnisse kurz zusammen.

Die Urodelenniere setzt sich aus einer grossen Anzahl von Knäueln zusammen, deren jeder den Bau eines Segmentalorgans, wie wir ihn bei den Coecilien kennen gelernt haben, besitzt also mit einem Malpighischen Körperchen, einem Nephrostom und einem in vier Abschnitte gegliederten

[1]) Waldeyer, „Eierstock und Ei“, S. 148.

Harncanälchen besteht. In den hinteren Abschnitt, den wir als Beckenniere bezeichneten, ist durch secundäre Wachsthumvorgänge eine Vermehrung der genannten Theile der Segmentalorgane erfolgt, während in dem vordern Geschlechtsabschnitte dieselben einfach geblieben sind.

In fast allen Fällen stimmt die Zahl der Nierensegmente nicht mit derjenigen der Körpersegmente (Wirbel) überein, sondern ist grösser als dieselbe. Nur bei Spelerpes variegatus wurde in einen vereinzelten Falle eine Uebereinstimmung in dieser Hinsicht wahrgenommen, während in anderen auf je zwei Wirbel drei Nierensegmente kamen. Diese Befunde bedürfen weiterer Nachforschung. Bei allen übrigen Gattungen betrug die Zahl der Nierensegmente das Zwei-, Drei- oder Vierfache der Wirbelzahl. Innerhalb der einzelnen Arten schwankte dies Verhältniss oftmals. In der Beckenniere treten noch weitere, ohne Kenntniss der Entwickelungsgeschichte nicht verständliche Complicationen auf.

Als Ausführungsgang der Niere erscheint in beiden Geschlechtern der Leydigsche Gang. Er verläuft am lateralen Nierenrande und mündet stets getrennt von dem der andern Körperhälfte, im weiblichen Geschlecht auch getrennt von dem Eileiter.

Als Ausführungsgang für die weiblichen Geschlechtsstoffe dient der Müllersche Gang. Er beginnt mit einem meistens am Vorderende der Leibeshöhle gelegenen, nur bei Proteus und Batrachoseps weiter nach hinten gerückten ostium abdomiale und mündet in die Kloake, bei den von mir untersuchten Arten ausnahmslos von demjenigen der andern Körperhälfte getrennt, während bei Triton platycephalus von Wiedersheim eine Verschmelzung der Kloakenenden der beiderseitigen Eileiter angegeben wird.

Die Ovarien sind paarige, in Bauchfellfalten frei in der Leibeshöhle aufgehängte, allseitig geschlossene Säcke mit je einem ungetheilten Hohlraum. Die Entleerung der Eier erfolgt durch Dehiscenz der sie umschliessenden Follikel, in die Leibeshöhle, wo sie durch Wimperepithel den trichterförmigen Mündungen der Eileiter zugeführt werden.

Die Hoden verhalten sich hinsichtlich ihrer Lage und Befestigung wie die Ovarien. Ein Sammelgang verläuft ihrer Längsachse nach entweder in der Mitte oder am medialen Rande des Organs. Ein im Mesorchium entwickeltes Hodennetz, das aus Quercanälen, einem Längscanal und den, von den Malpighischen Körperchen der Geschlechtsniere entspringenden vasa efferentia gebildet wird, vermittelt den Zusammenhang mit der Geschlechtsniere, welche in ihren vordern Segmenten als Nebenhode fungirt. In einigen Fällen, wo die Geschlechtsniere stark reducirt erscheint, besteht das Hodennetz nur aus einer Anzahl von vasa efferentia, ohne das es zur Bildung eines Längscanales käme.

Dem Hodennetz des Männchens entsprechende Canäle kommen in rudimentärer Form auch im weiblichen Geschlecht vor.

Als Ausführungsgang für den Samen fungirt der Harnleiter oder Leydigsche Gang, der demgemäss als Harn-Samenleiter bezeichnet wird.

Der Müllersche Gang ist im männlichen Geschlecht bei allen Gattungen als Rudiment in verschiedenem Umfange nachzuweisen.

Der ventralen Fläche jedes die Geschlechtsdrüsen tragenden Haltebandes ist zwischen dem medialen Nierenrande und der Geschlechtsdrüse ein der Längsachse des Körpers parallel ziehender Fettkörper angefügt.

Nachträglicher Zusatz.

Erst nach dem Druck des obigen Abschnittes bin ich auf eine Abhandlung von Dr. R. Reger „über die Malpighischen Knäuel der Nieren und ihre sogenannten Kapseln“ [1]) aufmerksam geworden, in welcher bereits zwei Thatsachen mitgetheilt, deren Entdeckung ich mir zuzuschreiben geneigt war. Reger sagt auf S. 552: „Beiläufig erwähnt werden möge noch, dass ich häufig, namentlich bei Triton cristatus, meist kurz vor dem Uebergange des zuführenden Harncanälchens in die Ampulle einen Canal in dasselbe einmünden und Flüssigkeit sowohl spontan, als auch auf Druck in denselben deutlich ein- und austreten sah. Welcher Natur aber dieser Canal sei, ob er namentlich nicht als Verbindungsgang zwischen zwei Harncanälchen aufzufassen sei, oder ob das Ganze in das System verästelter Harncanälchen gehöre, die zu einem Ausführungsgange führen, kann ich nicht angeben, da es mir nie gelang, seinen weiteren Verlauf zu verfolgen.“ Ein Blick auf die beigefügte Abbildung, Fig. I, Taf. XIII. A, zeigt, dass der Verf. auf dem Wege gewesen ist, die Nephrostomen zu entdecken; denn der oben geschilderte Canal ist nichts anderes als der „Trichterstiel“. Ich finde in dieser Beobachtung Regers eine willkommene Bestätigung meiner obigen Angaben über den Zusammenhang der Nephrostomen mit dem „Hals“ der Malpighischen Körperchen (Reger „zuführenden Canal der Ampullen“). Reger hat ferner die Canäle gesehen, welche ich oben als Rudiment des Hodennetzes beim Weibchen beschrieben habe, wenigstens den Längscanal. Von einem richtigen Verständniss ist er allerdings weit entfernt. Seine Auffassung des „Längscanales“ ergiebt sich hauptsächlich aus der Tafelerklärung, wo er mein „vas efferens“ bezeichnet als „Canal, der aus der Ampulle in den Ureter“ führt, indem er „Ureter“ (g in seinen Figuren) den „Längscanal“ nennt. Daher die Bezeichnung des „Halses“ als „zuführendes Harncanälchen“. Auf seine übrigen Erörterungen über

[1]) Müllers Archiv. 1864. S. 537 ff. Taf. XIII. A.

die Beziehungen des Malpighischen Glomerulus zu den Harncanälchen etc. brauche ich hier nicht einzugehen. Dass das Gefässknäuel innerhalb der Kapsel (Regers „Ampulle"), und nicht, wie Verf. mit Bidder und Reichert annimmt, bloss an derselben liegt, ist mit Hülfe von Querschnitten unzweifelhaft zu erweisen, wie denn diese Anschauung jetzt auch wohl die allgemein geltende ist.

Capitel III.

Die Anuren.

Ueber einzelne Abschnitte des Urogenitalsystems der Anuren liegen zahlreiche Schriften vor, doch fehlt es an einer umfassenden vergleichend-anatomischer Untersuchung.

Bidder schildert in seinen „Vergleichend-anatomischen und histologischen Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien" die Beziehungen des Hodens zur Niere bei Rana und Bufo. Bei letzterer Gattung findet er ein „accessorisches Organ" an jedem Hoden.

Lereboullet beschreibt in seiner Abhandlung über die „Anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés" [1]) das Urogenitalsystem von Rana. Er bestätigt Bidders Angaben hinsichtlich der Beziehungen des Hodens zur Niere, ohne indessen in die Erkenntniss dieser Verhältnisse tiefer eingedrungen zu sein als sein Vorgänger. Bei manchen Männchen fand er (p. 79) „un canal déférent accessoire, sorte de diverticulum", das bis an die Seiten der Lungenwurzel lief (Müllerscher Gang). Die Harnleiter münden hinter den Eileitern, deren Structur beschrieben wird (p. 107). Der Eierstock besteht aus einer Reihe von einzelnen völlig getrennten Säcken, „qui constituent à elles ceules autant d'ovaires particuliers étroitement unis entre eux par le péritoine, mais dont la cavité est fermée de toute part, du moins le plus ordinairement" (p. 55).

Leydig richtet in seinen „Anatomisch-histologischen Untersuchungen über Fische und Reptilien" in den dem Urogenitalsystem von Rana, Ceratophrys, Bufo und Bombinator gewidmeten Paragraphen sein Augenmerk hauptsächlich auf die Müllerschen Gänge der Männchen. Auch er findet Bidders „accessorisches Organ" am Krötenhoden.

---

[1]) Nova Acta Acad. Leop. Carol. 1851.

Wittich [1]) findet das von ihm als „rudimentäres Ovarium" bezeichnete „accessorische Organ" Bidders auch bei Bufo musicus, B. agua und Docidophryne Lazarus, vermisst es dagegen bei Gasterophryne marmorata. Ausführlich beschreibt er den Urogenitalapparat von Discoglossus pictus; wir kommen darauf unten eingehend zurück.

Zu histologischen Untersuchungen ist begreiflicher Weise die Niere des physiologischen Versuchsthieres, des Frosches, vorwiegend verwendet; wir haben infolgedessen eine grössere Reihe von Schriften über diesen Gegenstand zu verzeichnen. Ausser den citirten Abhandlungen von Bidder und Wittich handeln über diesen Gegenstand Ludwig [2]), Hyrtl [3]), Roth [4]), Mecznikow [5]), Hüfner [6]) und in neuester Zeit Heidenhain [7]) und Fr. Meyer [8]). Ich begnüge mich an dieser Stelle mit der blossen Anführung und werde die Ergebnisse dieser Untersuchungen im Laufe der Darstellung meiner eigenen Beobachtungen nachtragen.

Ueber den feinern Bau des Froschhodens finden sich einige Angaben in den citirten Schriften von Lereboullet und Leydig. Die zahlreichen Publicationen über die Gestalt und die Entwicklung der Spermatozen können erst im zweiten Abschnitt dieser Arbeit Berücksichtigung finden.

Bei der ausserordentlichen Menge der lebenden Anuren war eine Beschränkung in der Auswahl des Beobachtungsmaterials geboten. Ich habe daher hauptsächlich die in grösserer Zahl zu beschaffenden europäischen Formen untersucht und von auswärtigen vornehmlich diejenigen, welche wegen anderweitiger anatomischer Charaktere unser Interresse erregen, wie

---

[1]) Wittich, „Harn- und Geschlechtswerkzeuge von Discoglossus pictus und einiger anderer aussereuropäischer Batrachier." Z. f. w. Z. Bd. IV. S. 168.

[2]) Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. II. S. 631. Strickers Handbuch der Gewebelehre: „Von der Niere." S. 489.

[3]) Hyrtl, „Ueber die Injection der Wirbelthiernieren und deren Ergebnisse." — Wiener Akad. Sitzgsber. Math. naturw. Cl. Bd. 47. Abth. I. S. 172.

[4]) Roth, „Untersuchungen über die Drüsensubstanz der Niere." — Schweizerische Zeitschr. f. Heilkunde 1874. Bd. III. S. 1.

[5]) Mecznikow. „Zur vergleichenden Histologie der Niere." — Nachrichten von der kgl. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen. 1866. Nr. 5. S. 61.

[6]) Hüfner, „Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie der Harnkanälchen." Inaug.-Diss. Leipzig. 1866.

[7]) Heidenhain. „Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren." Arch. f. mikr. Anat. Bd. X. S. 22.

[8]) Fr. Meyer, „Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien." — Sitzgsbr. d. Naturf. Ges. Leipzig. Nr. 2, 3, 4. 30. April 1875. S. 38.

Pipa, Dactylethra etc. In der Erwartung, unter den australischen Anuren abweichende Formen zu finden, habe ich mehrere dortige Arten untersucht, doch ohne das gewünschte Ergebniss. Einige wegen ihrer Fortpflanzungsweise bekannte Arten wie Opisthodelphys (Notodelphys) und Nototrema konnte ich leider nicht erhalten. Immerhin habe ich eine stattliche Anzahl von Arten untersuchen können, nämlich:

I. an lebenden Exemplaren:

Rana temporaria und esculenta, ♂ und ♀.
Bufo cinereus, calamita und variabilis, ♂ und ♀.
Bombinator igneus, ♂ und ♀.
Alytes obstetricans, ♂ und ♀.
Discoglossus pictus, ♂ und ♀.
Pelobates fuscus, ♂ und ♀.
Pelodytes punctatus, ♀, jung.

II. an Spiritus-Exemplaren;

Bufo agua, ♂ und ♀.
„ americana, ♂.
„ intermedia, ♂.
„ melanostictus, ♀.
„ scaber, ♀.
Ceratophrys montana, ♀.
Pyxicephalus, ♂.
Rana halecina, ♂.
Cystignathus ocellatus, ♂.
Heliorana Grayi, ♂.
Cryptotis brevis, ♂.
Limnodynastes Peronii, ♂.
Pseudophryne Bibronii, ♂ und ♀.
Platymantis vitianus, ♂,
Athelopus varius, ♀.
Hypopachus Seebachii, ♂.
Hyla xerophylla (?), ♂.
Polypedates quadrilineatus, ♀.
Ixalus sp. ♂ und ♀.
Phyllomedusa bicolor, ♂.
Pipa surinamensis, ♂ und mehrere junge Thiere aus den Rückenzellen.
Dactylethra capensis, ♂.

Ich verdanke dies Material der Güte der Herren Prof. Ehlers, Dr. Hubrecht, Prof. Leydig, Prof. Peters, Prof. Semper und Dr. Wiedersheim.

Die Unterschiede, welche hinsichtlich der Anordnung der Harn- und Geschlechtsorgane innerhalb der Leibeshöhle zwischen den Urodelen und den Anuren bestehen, sind vornehmlich durch die ausserordentliche Kürze und Gedrungenheit des Rumpfes bei den Letzteren bedingt. Dem entsprechend besitzen die zu beiden Seiten der Wirbelsäule liegenden, nur durch die Gefässe von einander getrennten Nieren der Anuren eine geringe Länge bei verhältnissmässig grosser Breite. Sie liegen bald weiter nach vorn, bald weiter nach hinten gerückt, ohne indessen, wie bei den Coecilien, die vordere, noch, wie bei den Urodelen, die hintere Grenze der Leibeshöhle zu erreichen. Die Folge davon ist, dass die am lateralen Nierenrande verlaufenden Harnleiter eine mehr oder minder lange Strecke frei dahinziehen, ehe sie in die Kloake ausmünden. Lateralwärts von ihnen finden sich im weiblichen Geschlechte die Eileiter, mächtig entwickelte Canäle, welche an der Lungenwurzel mit einem trichterförmigen ostium abdominale beginnen und, wie die Harnleiter, in der dorsalen Kloakenwand enden. An der Stelle, wo beim Weibchen der Eileiter liegt, finden sich im männlichen Geschlecht oftmals diesem entsprechende Canäle in verschiedenem Grade der Aus- resp. Rückbildung. Die Geschlechtsorgane sind durch meist ziemlich breite Haltebänder (Mesoarium und Mesorchium), welche von der Wurzel der Darmmesenteriums entspringen, an dem medialen Nierenrande befestigt, beim Weibchen fast in der ganzen Ausdehnung des Letzteren, beim Männchen, entsprechend der geringeren Länge des Hodens, nur am vordern Theile desselben. Nach vorn setzen sich an die Geschlechtsorgane eigenthümliche, in der Regel fingerförmig gelappte Fettkörper an, welche dem Rande des Haltebandes folgend auch mit der Nierenspitze sich verbinden.

Die Nieren.

Die äussere Gestalt der Nieren ist bei allen Anuren im Wesentlichen die gleiche: es sind längliche, bald breitere, bald schmalere, in der Regel ziemlich platte Körper. In Bezug auf das Verhältniss der Hauptdurchmesser zu einander kommen erhebliche Schwankungen vor. Während bei Rana und Bufo die Nieren meistens drei- bis viermal so lang wie breit sind, erreicht bei Dactylethra capensis die Länge etwa das Sechsfache der Breite, wohingegen bei Platymantis vitianus, Cryptotis brevis, Ixalus sp. und andern Formen die Breite fast die Hälfte der geringen Länge beträgt. Die ventrale Fläche ist, während die dorsale stets ziemlich glatt ist, oftmals durch tief einschneidende Gefässe stark gelappt; glatt ist sie bei Bombinator, Alytes, Pelobates, Pseudophryne, Crptyotis, Heliorana, Pipa, Hypo-

pachus etc., lappig bei Rana, Hyla und namentlich bei den Bufoniden. Bei Hyla xerophylla ♂ erschienen die Nieren durch die tiefen Einschnitte wie segmentirt. Die kurzen Nieren liegen im Allgemeinen am weitesten nach vorn in der Leibeshöhle, so dass die Harnleiter vom Hinterende der Nieren bis zur Kloake in weiter Ausdehnung frei liegen. Doch gilt diese Regel nicht ausnahmslos: bei den mit kurzen Nieren von 7—8 mm. Länge versehenen Gattungen Cryptotis, Limnodynastes, Pseudophryne, Platymantis, Ixalus ist das freie Harnleiterende etwa ebenso lang wie die Niere selbst, dagegen berührte das Hinterende der Niere von Athelopus varius ♀ fast die Kloake, obwohl die Niere gleichfalls nur 7 mm. lang war. Diese Art schloss sich in dieser Hinsicht an die durch ihre lange und weit nach hinten gerückte Niere ausgezeichnete Dactylethra capensis an, bei der die Harnleiter von der Niere bis zur Kloake nur 1 — 2 mm. zurückzulegen hatten. Ebenso schwankend wie der Längendurchmesser ist der Dickendurchmesser. Während die Nieren bei Hypopachus Seebachii, Limnodynastes Peronii, Platymantis vitianus u. a. A. sehr platt sind, $^1/_5$—$^1/_6$ so dick wie breit, besitzen die Kröten, ferner Hyla, Pipa, Dactylethra, Pelobates und Rana sehr dicke Nieren. Zwischen diese Extreme stellen sich Discoglossus und Bombinator.

Hinsichtlich des feineren Baues der Niere lassen sich die von verschiedenen neueren Forschern an Rana gewonnenen Ergebnisse auch auf die übrigen Anuren im Wesentlichen übertragen. Ich theile zunächst mit, was bisher über die Anordnung und die Histologie der Harncanälchen bekannt war, und folge dabei der Schilderung des neuesten Beobachters, Heidenhain [1]), welcher hinsichtlich des Verlaufes und Zusammenhanges der Canäle die älteren Angaben von Roth, Hüfner und Mecznikoff bestätigt. Der aus der Kapsel des Malpighischen Körperchens hervorgehende Hals ist mit Flimmerzellen ausgekleidet, deren Cilien den Durchmesser der Lichtung des Canales erheblich übertreffen und sich deshalb im Innern des Canales parallel seiner Längsaxe anordnen. Heidenhain giebt an, „die Spitze der Cilien sei immer gegen den Anfangstheil des Canales an der Malpighischen Kapsel hin gerichtet." Ich habe diesen Punkt bereits bei den Urodelen erörtert und kann nur das dort Gesagte wiederholen; ich traf an frischen Präparaten die Cilien stets in entgegengesetzter Richtung, und ebenso an Schnitten von gehärteten Nieren. Die dem Malpighischen Körperchen zunächst stehenden Haare ragen allerdings in den Hohlraum desselben hin; auch darüber habe ich mich schon oben ausgesprochen (s. S. 43). Der Hals geht über in ein zweites Canalstück, das „von cylindrischen Zellen

[1]) Heidenhain a. a. O. S. 22.

mit granulirtem Inhalte und deutlichem Kerne ausgekleidet ist." In dem sich anschliessenden dritten Abschnitt endeckte Mecznikow[1]) Flimmerung; er stimmt in Bezug auf die Epithelien vollständig mit dem Halse überein. „Die vierte Abtheilung zeigt die eigenthümliche Stäbchen-Formation" der Zellen. Die Verbindung mit den Sammelröhren vermittelt ein „mit hellen kubischen oder cylindrischen Zellen ausgekleidetes Stück." Diese verschiedenen Canalabschnitte finde ich mit den früheren Autoren folgendermassen in der Froschniere vertheilt. Die Malpighischen Körperchen liegen vorwiegend in der Nähe der ventralen Fläche des Organs; der Hals entspringt von der dorsalen Seite der Kapsel und zieht zunächst in der Richtung zur dorsalen Nierenfläche, erreicht dieselbe indessen nicht, sondern geht vorher über in den zweiten Abschnitt, der sich in der dorsalen Nierenhälfte mehrfach hin- und herwindet und sich schliesslich wieder der ventralen nähert, um hier in das dritte, mit Wimperepithel ausgekleidete Canalstück überzugehen. Die Windungen des vierten Abschnittes verbreiten sich vorwiegend in der ventralen Nierenhälfte, vereinigen sich aber schliesslich mit den dorsal gelegenen Sammelröhren, in welche sie etwa unter rechtem Winkel einmünden, während die Sammelröhren selbst quer durch die Niere ziehen und am lateralen Rande sich mit dem daselbst befindlichen Harnleiter verbinden.

Ich kann die bisherigen Kenntnisse vom Bau der Anuren-Niere durch den Nachweis von Nephrostomen erweitern, wie es oben für die Coecilien und Urodelen geschehen ist. Die ersten Beobachtungen theilte ich im Frühjahr 1875 in einem kurzen Aufsatze[2]) bereits mit. Fast gleichzeitig erschien von Fritz Meyer[3]) in Leipzig ein „Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier und Amphibien," in welchem der Verfasser seine unabhängig von mir gemachte Entdeckung derselben Gebilde mittheilte. Meyer, der diese Trichter „Stomata" nennt, stellte dieselben durch Versilberung der Nierenoberfläche dar, und es gelang ihm auf diese Weise in einer Niere eines erwachsenen männlichen Rana temporaria 195 derselben zu zählen. Da ich mich auf die Untersuchung frischer Objekte beschränkte und der grösseren Durchsichtigkeit halber junge Thiere benutzte, so sah ich fast nur die nahe am Nierenrande gelegenen Trichter und gab daher als höchste Zahl der von mir an einem jungen Frosch beobachteten Trichter 26 an, fügte indessen schon damals hinzu, dass mir wahrscheinlich

[1]) Mecznikow a. a. O. S. 62.

[2]) Spengel. „Wimpertrichter in der Amphibienniere." Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1875, Nr. 23.

[3]) Sitzungsberichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig. 1875. Nr. 2, 3. 4. S. 38.

noch mehr als einer entgangen sein dürfte. Inzwischen habe ich mich mit Hülfe der Versilberung überzeugt, dass Meyers Zahl in der That das Richtige trifft. Allein da mir jene Methode nur unsichere Resultate gab und die Präparate überdies mit der Zeit durch zu starke Schwärzung unbrauchbar wurden, so habe ich zu dem bekannten Universalmittel, der Chromsäure, gegriffen, und damit ist es mir gelungen, die Nephrostomen der Anurenniere in deutlichster Weise darzustellen. Die Figuren 4 und 5 der Taf. IV geben ein ziemlich naturgetreues Bild der ventralen Flächen so behandelter Nieren von Rana temporaria ♂ und Discoglossus pictus ♂ in etwa achtfacher Vergrösserung. An dem Präparat vom Frosch gewahrt man eine Anzahl länglicher Löcher, von einem schmalen erhabenen Rande umgeben; sie finden sich in hervorragender Grösse namentlich längs der Gefässe, während eine Anzahl kleinerer auch auf der Fläche zwischen je zwei Gefässen zu sehen sind. Ausser diesen deutlich als Löcher imponirenden Gebilden erblickt man zahlreiche Höckerchen, und auch diese erweisen sich bei Anwendung stärkerer Vergrösserung sowie an Schnitten als Nephrostomen, deren Oeffnung nur sehr eng ist. Was die Verbreitung der Nephrostomen auf der Nierenoberfläche betrifft, so lehrt ein Blick auf die Figur, dass dieselbe nur in ganz allgemeinen Zügen anzugeben ist. Die Trichter beschränken sich auf denjenigen Theil der ventralen Fläche, welcher vom Peritoneum überzogen wird, während ein hinterer, in der Abbildung vom Peritoneum überdeckter Abschnitt derselben entbehrt. Auf der vordern, an Nephrostomen reichen Fläche erscheinen nur die medianwärts von der Nebenniere gelegenen, durch die Gefässe von einander getrennten Felder wie besäet mit Oeffnungen, während solche an dem schmalen Streifen, der zwischen der Nebenniere und dem Harnleiter liegt, nur spärlich vorhanden sind, allerdings bisweilen in grösserer Menge als in dem abgebildeten Präparate. Verhältnissmässig selten gelingt es, die Nephrostomen der Froschniere in der Deutlichkeit darzustellen, wie in dem geschilderten Falle. Die Grösse der äusserlich sichtbaren Trichter ist nämlich wesentlich bedingt durch ein Verhältniss, das die Bestimmung der Zahl der eigentlichen Oeffnungen ziemlich unmöglich macht. Sehr häufig sind mehrere Nephrostomen von einem gemeinsamen Rande umwallt, und so entstehen jene auffallend grossen bis zu 0.10 – 0.15 mm. weiten Löcher, welche wir namentlich längs der Gefässe erblicken; ein jedes führt nicht in einen Trichterstiel, sondern in eine grössere oder geringere Anzahl solcher. An andern Präparaten findet man an den entsprechenden Stellen statt weniger und grosser viele kleine Trichter. Man kann also im Allgemeinen sagen, je kleiner die Nephrostomen sind, desto zahlreicher sind sie und umgekehrt. In dem abgebildeten Präparat, das sich durch be-

sonders grosse Trichter auszeichnet, — von denen einige sogar mit blossem Auge sichtbar sind — waren bei einer 15—20fachen Loupenvergrösserung etwa 200 zu sehen, was also etwa der von Meyer beobachteten Zahl entspräche. Doch giebt es auch Nieren mit 250 Trichtern und noch darüber. Charakteristisch ist für die Niere von Rana temporaria die Lage der Oeffnungen zur Oberfläche; die Trichterstiele ziehen ziemlich senkrecht zu dieser in die Nierenmasse hinein, so dass man bei einer Betrachtung von der Bauchseite her in den Grund der Trichter hineinschaut. In dieser Hinsicht schliessen sich die Bufonen an die Frösche an. An meinen Präparaten von Nieren der Arten Bufo cinereus, variabilis und calamita war die Vertheilung der Nephrostomen gleichfalls eine sehr unbestimmte, doch auch vorwiegend auf dem medialen Abschnitt der Oberfläche. Anders verhalten sich Bombinator igneus und Discoglossus pictus. Hier blicken die Trichteröffnungen nicht ventralwärts, sondern meistens nach dem Mesenterium zu, also medianwärts, und die von ihnen entspringenden Trichterstiele ziehen, statt sich in die Tiefe zu senken, eine erhebliche Strecke — 1 bis 2 mm. — an der Oberfläche des Organs hin. Man bekommt daher bei diesen Arten, wenn man die Niere von der Bauchseite betrachtet, niemals den Trichtergrund zu Gesicht, sondern erblickt das Nephrostom immer im Profil. Bei Bombinator wie bei Discoglossus ist die Nebenniere hart an den medialen Nierenrand gedrückt, und die Trichter haben sich infolgedessen ausschliesslich auf der lateral davon gelegenen Fläche entwickelt. Bei Discoglossus erkennt man eine gewisse Anordnung in Querzügen, so dass die Nephrostomen fast wie Düten in einander zu stecken scheinen. Bei Bombinatur (Taf. IV. Fig. 4) dagegen häufen sich dieselben vorherrschend in der Nähe des medialen Nierenrandes an, so dass sie hier eine mehrfache Längsreihe darstellen. Auf der übrigen Nierenfläche sind sie regellos vertheilt. Ihre Zahl beträgt auch bei diesen Gattungen bis an 200.

Genauere Angaben über die Anordnung der Trichter kann ich nur für die angeführten Gattungen machen. Meine längere Zeit in der Gefangenschaft gehaltenen Pelobates sind mir leider im Winter zu Grunde gegangen, ehe ich sie hinreichend untersuchen konnte. Bei den in Spiritus conservirten ausländischen Anuren musste ich mich damit begnügen, die Existenz der Nephrostomen an Querschnitten der Niere nachzuweisen, und das ist mir mit einer einzigen Ausnahme überall gelungen, wo der Erhaltungszustand einigermassen genügte. Nur bei einer Art, Platymantis vitianus, welche ganz vortrefflich conservirt war, habe ich kein einziges Nephrostom gesehen, obwohl ich zahlreiche Schnitte aus der Niere angefertigt habe. Eine definitive Entscheidung über das Fehlen derselben bei dieser Art dürfte

allerdings erst nach einer Untersuchung eines mit Chromsäure richtig präparirten Exemplares gestattet sein.

Ehe ich mich zur Schilderung des Zusammenhanges der Nephrostomen mit den Harncanälchen wende, muss ich noch Einiges über die Gestalt derselben bemerken, hauptsächlich nach Beobachtungen an unsern einheimischen Arten. Schon bei den Urodelen war hervorgehoben, dass nicht selten zwei Trichterstiele sich zu einem gemeinsamen Nephrostom vereinigten, während umgekehrt ein Trichterstiel sich theilte und mit zwei Nephrostomen sich verbände. Ganz dasselbe kommt bei den Anuren vor, und zwar so oft, dass diese Bildungen fast die Regel sind. Auch können drei oder vier Trichterstiele eine Mündung besitzen und ebensoviele Nephrostome sich mit ihren Stielen in einen Canal öffnen. Nicht selten vereinigen sich zwei aus einem gemeinsamen Nephrostom entsprungene Trichterstiele wieder mit einander (Fig. 6). Die Verbindung benachbarter Canäle kann ferner bald in grösserer, bald in geringerer Ausdehnung erfolgen, so dass man eine Verschmelzung der Trichter und eine solche der Trichterstiele unterscheiden könnte. Die Form der verschmolzenen Nephrostomen ist danach eine verschiedene; bald sind sie mehr kegelförmig, bald mehr glockenförmig und bauchig aufgetrieben mit oft enger, wie eingeschnürter Oeffnung.

So leicht und einfach es nun ist, die Nephrostomen der Anurenniere darzustellen — an Längs-, Quer- und Flächenschnitten wie an Totalansichten — so ausserordentliche Schwierigkeiten bereitet der Nachweis, mit welchem Abschnitte der Harncanälchen sie im Zusammenhange stehen. Wie wir in den beiden vorigen Capiteln gesehen haben, liess sich bei den Coecilien und Urodelen der Trichterstiel in allen Fällen bis an den Hals des Malpighischen Körperchens verfolgen, und es kann auch keinen Augenblick zweifelhaft sein, dass hier wirklich ein offner Zusammenhang der Harncanälchen mit der Leibeshöhle besteht. Schon in den ersten Tagen meiner Untersuchung habe ich dies erkannt und mich nachher hundertfach davon überzeugt. Mit derselben Bestimmtheit kann ich behaupten, dass bei erwachsenen Anuren — wenigstens bei Rana, Bufo, Bombinator und Discoglossus — die Trichterstiele sich nicht an den Hals ansetzen. Der Hals ist nach Hüfners Messungen[1]) bei Rana 0.10 mm. lang, nach meinen eigenen bei Bombinator und Discoglossus nur 0.06—0.07 mm. Bei solcher Kürze gelingt es sehr oft, namentlich an horizontalen Flächenschnitten, den ganzen Abschnitt in Zusammenhang mit dem Malpighischen Körperchen einerseits und dem zweiten Canalabschnitt andrerseits zur Ansicht zu be-

[1]) Hüfner, a. a. O. S. 21.

kommen, und niemals habe ich in diesen Fällen von dem Hals sich einen Canal abzweigen sehen. Führen nun die Nephrostomen nicht in den Hals, so entsteht die Frage: in welchen Abschnitt des Harncanälchens führen sie denn, oder stehen sie etwa gar nicht in Verbindung mit diesem, sind also vielleicht etwas ganz Anderes als die Nephrostomen der beiden andern Amphibienordnungen?

Da bei Rana die Trichterstiele sich stark schlängeln, ausserdem aber die Nierenfläche ziemlich lappig ist, so dass man nicht wohl feine Flächenschnitte in grösserer Ausdehnung davon anfertigen kann — oder wenigstens nur, nachdem man die Niere zwischen zwei Glasplatten abgeplattet hat, worunter aber die Deutlichkeit der Nephrostomen sehr leidet —, so suchte ich, über diese Verhältnisse bei Bombinator ins Klare zu kommen, bei dem, wie bereits oben erwähnt, nicht nur die ventrale Nierenfläche ziemlich glatt ist, sondern auch die Trichterstiele in ziemlicher Ausdehnung nahe der Fläche verlaufen. Allein auch an diesem günstigen Object kam ich nicht zum Resultat, weder an Flächen- noch an Querschnitten noch an Stücken, die ich in Kochsalzlösung untersuchte. An Präparaten letzterer Art glaubte ich früher den Zusammenhang des Trichterstieles mit dem Hals zu sehen; es beziehen sich darauf meine Angaben in meiner ersten vorläufigen Mittheilung [1]). Nach meinen später gewonnenen Erfahrungen, die mir in dieser Beziehung ein durchaus negatives Resultat ergeben haben, muss ich annehmen, dass ich mich damals geirrt habe. Meyer konnte die Trichterstiele nur 0.25 mm. weit verfolgen; ob sie dort endeten, konnte er nicht angeben. Durch Isolation konnte er nicht zum Ziele kommen. Da mir hierin alle Uebung fehlt, so habe ich unter solchen Umständen gar keinen Versuch gemacht, auf diesem Wege zum Ziele zu gelangen. Ebensowenig versprach ich mir von Injectionen der Harncanälchen vom Ureter aus. Dagegen habe ich versucht, die Wimperthätigkeit des Nephrostomepithels selbst zu einer Injection zu benutzen. Ich brachte den lebenden Unken mittelst einer Pravazschen Spritze eine Quantität Carminpulver, das ich in Kochsalzlösung fein verrieben hatte, in die Leibeshöhle. Ein Theil davon wurde nun allerdings in die Nephrostomen aufgenommen, verursachte aber bald eine Verstopfung des Lumens, so dass die Substanz nicht tief genug in die Niere eindrang. Zu nicht viel besseren Resultaten führte die Einspritzung von löslichem berliner Blau; der Farbstoff wurde in der Leibeshöhle sogleich körnig ausgeschieden und gelangte so zwar manchmal ziemlich weit in die Trichterstiele hinein, doch niemals über diese hinaus in

[1]) „Wimpertrichter in der Amphibienniere" — Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1875. Nr. 23.

einen andern Abschnitt eines Harncanälchens. Ebenso ging es mit mehreren andern Substanzen: soweit die Wimperung reichte, wurden sie mit in die Nieren hineingerissen, aber niemals weiter, wenigstens nicht in solcher Menge, dass sie an feinen Querschnitten sichtbar war. Es blieb mir so nichts übrig, als zu versuchen, an Schnitten die Einmündung des durch seine Wimpern bezeichneten Trichterstieles in ein Harncanälchen aufzufinden. Unter den sehr zahlreichen Präparaten habe ich ein einziges getroffen, das diesem Zwecke entsprach, einen Querschnitt aus der Niere von Bufo cinerus ♂. Das auf Taf. IV, Fig. 19 abgebildete Stück desselben lag ganz dicht unter der ventralen Fläche. Man sieht zwei wimpernde Canäle (trg) sich mit einander vereinigen und die gemeinsame Fortsetzung (trg‘) in einen Canal einmünden, der sich durch die deutliche Stäbchenstructur seiner Epithelzellen als zum vierten Abschnitt gehörig charakterisirt. Die Verbindung dieser wimpernden und wimperlosen Canäle war so deutlich, dass darüber kein Zweifel bestehen konnte. Man wird nun aber fragen, welche Gründe mich bestimmen, die Wimpercanäle für Theile von Trichterstielen zu erklären. Wimperepithel findet sich in drei verschiedenen Abschnitten der Harncanälchen, nämlich im Hals, im dritten Abschnitt und endlich in den Trichterstielen. Die Möglichkeit, dass die in Rede stehenden Canäle einem der beiden erstgenannten Abschnitte entsprächen, ist indessen durch ihr Verhältniss zu dem Canal, in den sie münden, ausgeschlossen. Der Hals kann natürlich nicht in den vierten, sondern nur in den zweiten Abschnitt einmünden. Sowohl der Hals aber als auch der dritte Abschnitt stellen die Verbindung zwischen je zwei verschiedenen Canalstücken her, der Canalabschnitt, in den sie einmünden, bildet ihre directe Fortsetzung, während in unserm Präparat der Wimpercanal unter fast rechtem Winkel auf eine Schlinge des vierten Abschnittes trifft, die nach beiden Seiten sich eine Strecke weit verfolgen lässt. Ich halte mich nach diesen Erwägungen für berechtigt, die in dem geschilderten Präparat gesehenen Canäle als Trichterstiele zu deuten und damit also anzunehmen, dass in diesem Falle die Trichter sich mit dem vierten Abschnitte eines Harncanälchens verbinden. Da diese Beobachtung vereinzelt geblieben ist, kann ich allerdings nicht den stricten Beweis führen, dass dies Verhalten bei den Anuren allgemein besteht. Hat man aber im Auge, dass der bei den Coecilien und Urodelen nachgewiesene Zusammenhang der Nephrostomen mit dem Hals für die Anuren als nicht bestehend dargethan werden konnte, dass ferner die Wimpercanäle stets nur in der ventralen Nierenhälfte sich verbreiten, so ist die Verbindung mit dem ausschliesslich in der dorsalen Hälfte sich aufwindenden zweiten Abschnitte von vorn herein ziemlich ausgeschlossen, und es bleiben nur der dritte und der vierte Abschnitt übrig.

Jenen habe ich zu wiederholten Malen in seiner ganzen Ausdehnung in einem Präparat vor mir gehabt, ohne eine Einmündung eines dritten Canales in denselben bemerken zu können. Nach diesem Allen steht es für mich ziemlich fest, dass in der That bei den Anuren die Nephrostomen in den vierten Abschnitt des Harncanälchens führen, wenn ich auch zugeben will, dass noch schlagendere Beweise beigebracht werden müssen. Ist diese meine Ansicht richtig, so ist dieselbe aber auch für die Auffassung der morphologischen Bedeutung der Nephrostomen der Anuren entscheidend. Fr. Meyer hat sich zwar nicht bestimmt über diese Frage ausgesprochen, doch deuten verschiedene Bemerkungen in seinem Artikel[1]) darauf hin, dass er geneigt ist, einen Zusammenhang, nicht mit den Harncanälchen, sondern mit dem Lymphgefässsystem anzunehmen. Seine Behauptung, dass die Segmentaltrichter der Plagiostomen in lymphdrüsenartige Organe einmündeten, ist bereits von Semper zurückgewiesen. Dass er die daraus sich ergebende Deutung auch auf die Trichter der Amphibienniere übertragen möchte, ergiebt sich aus der Bezeichnung derselben als „Stomata“ und der Bemerkung, er habe in manchen der von den Trichtern ausgehenden Canäle „am Ende (?) viele Lymphkörper“ gefunden. Letztere Thatsache hat durchaus nichts Ueberraschendes, da ja die ganze Leibeshöhle mit Lymphe erfüllt ist, also auch leicht Lymphkörper in die offenen Nephrostomen hineingerathen können. Die Bezeichnung „Stomata“ aber halte ich für sehr unglücklich. Gerade an Versilberungs-Präparaten, wie sie Meyer gemacht hat, findet man ausser den Nephrostomen zahlreiche, echte Lymphstomata, Lücken zwischen mehreren Zellen. Doch es könnten ausserdem vielleicht die Trichter noch mit den Lymphräumen der Niere communiciren. Nach Allem, was bisher über den Bau der Lymphbahnen bekannt ist, wäre es gewiss in hohem Grade überraschend, wenn sich Canäle, die mit einem schönen, aus geisseltragenden Cylinderzellen zusammengesetzten Epithel ausgekleidet sind, darin einschalten sollten. Die einzigen Beobachtungen, an die man vielleicht denken könnte, sind die von Schweigger-Seidel und Dogiel „über die Peritonealhöhle bei Fröschen und ihren Zusammenhang mit dem Lymphgefässsysteme“ [2]). Diese Autoren haben an den die Lymphstomata des Peritoneums umgebenden Zellen bisweilen Flimmerhaare gefunden, geben aber bereits selbst an, diese beschränkten sich auf weibliche Frösche. Ferner sind die Stomata viel kleiner als die Nephrostomen

---

[1]) Fr. Meyer a. a. O. Sitzungsberichte der Naturf. Ges. Leipzig. 1875. Nr. 2 bis 4. S. 38.

[2]) „Berichte der kgl. sächsischen Gesellsch. d. Wissenschaften.“ Math.-phys. Classe. Bd. XVIII. 1866. S. 247.

(0.012—0.045 mm. nach Schweigger-Seidel). Ich glaube demnach keinen weiteren Versuch machen zu müssen, die Vergleichung dieser beiden ganz verschiedenartigen Gebilde zurückzuweisen, wende mich vielmehr zu der Frage, wie sich die Nephrostomen der Anuren zu denjenigen der Urodelen verhalten. Aus der Thatsache, dass dieselben bei Diesen in den Hals einmünden, bei Jenen dagegen in den vierten Abschnitt, kann man, wie mir scheint, noch keinen Grund entnehmen, die Gleichwerthigkeit dieser Gebilde in den beiden Ordnungen in Zweifel zu ziehen. Erwägt man, dass bei den Plagiostomen nach Sempers Beobachtungen die Segmentaltrichter in das Malpighische Körperchen selbst einmünden, bei den Coecilien und Urodelen dagegen in den Hals, so wird man in dem Verhalten der Anuren einen Fortschritt in der begonnenen Entfernung vom Malpighischen Körperchen erblicken dürfen, der entwicklungsgeschichtlich unschwer verständlich wäre. Entscheidend für diese Frage kann nur der Nachweis sein, dass wirklich eine Anzahl der Nephrostomen den ursprünglichen Einstülpungen des Keimepithels zur ersten Nierenanlage entspricht. In dem Verhalten der ausgebildeten Niere finde ich keinen Anhalt, dieses oder jenes Nephrostromen als primär oder secundär zu erklären, und ebenso geht es mit den Malpighischen Körperchen. Ich befinde mich, mit andern Worten, ausser Stande, aus dem Bau der ausgebildeten Anurenniere irgend Etwas über eine ursprüngliche Segmentirung, die Zahl der Nierensegmente, ihr Verhältniss zur Zahl der Körpersegmente u. s. w. zu entnehmen. Blosse Vermuthungen hierüber auszusprechen, erscheint mir überflüssig. Eine auf thatsächliche Beobachtungen gestützte Discussion dieser Fragen kann erst im zweiten Theil dieser Abhandlung, an der Hand der Ontogenie, erfolgen.

Der Harnleiter.

Der Harnleiter verläuft bei allen Anuren am lateralen Rande der Niere, in deren Masse sein vorderer Abschnitt meistens eingebettet liegt, so dass man denselben erst nach Injection oder an Querschnitten wahrnimmt. Von dieser Regel machen nur Discoglossus und Bombinator eine Ausnahme, wie wir weiter unten genauer sehen werden. Das hintere Ende des Harnleiters überragt die Niere, wie bereits oben angegeben, in verschiedener Ausdehnung, je nach der Länge und der Lage der Niere in der Leibeshöhle.

Nachdem die Harnleiter die Nieren verlassen haben, rücken sie einander allmählich näher, bis sie sich berühren. Eine Vereinigung der Lumina aber habe ich in keinem Falle beobachtet: oft laufen die Canäle mehrere Millimeter weit in inniger Berührung neben einander hin, doch stets durch eine Scheidewand von einander getrennt. Es gilt dies sowohl

vom männlichen als auch vom weiblichen Geschlecht (Taf. IV, Fig. 8 und 9, lg'). Die einzige Ausnahme, die ich beobachtet habe, werde ich später mittheilen. Die früheren Beobachter haben dieses Verhältniss wenig beachtet: nur Lereboullet [1]) giebt richtig an, bei Rana fänden sich eben hinter den spaltförmigen Oeffnungen der Eileiter die zwei kleineren Mündungen der Harnleiter. Ich habe die getrennte Mündung der Harnleiter beobachtet bei Rana temporaria und esculenta ♂ und ♀, bei Bufo cinereus und calamita ♂ und ♀, B. americana ♂, B. melanostictus ♀, Pelobates fuscus ♂ und ☿, Alytes obstetricans ♂ und ♀, Hyla arborea ♂ und ☿, Discoglossus pictus ♂ und ♀, Bombinator igneus ♂, Polypedates quadrilineatus ♀, Heliorana Grayi ♂, Limnodynastes Peronii ♂, Cryptotis brevis ♂ und Pyxicephalus ♂.

Einer besondern Erwähnung bedarf der Harnleiter des männlichen Bombinator. Leydig [2]) äussert sich darüber folgendermassen: „Was den Harnsamengang schon dem freien Auge sehr auffällig macht, ist einmal seine weisse Farbe, dann sein dickliches nebenhodenartiges Aussehen und endlich geht er an 5''' weit über das vordere Ende der Nieren hinaus. Wird dieser Harnsamengang mikroskopirt, so sieht man, dass er ein 0.1''' weiter Canal ist, der in kurzen Touren gewunden erscheint; jener über das vordere Ende der Niere hinausragende Theil endet blind; unmittelbar am vordern Nierenende hat er seine grösste Breite, gegen das hintere Ende der Niere zu verliert er sein gewundenes Aussehen und seine weisse Farbe und wird bis zur Einmündung in die Kloake glatt und hell. In histologischer Beziehung ist zu bemerken, dass sein vorderes blindes Ende im Innern wimpert und zwar nach den einzelnen Individuen in verschieden weiter Ausdehnung nach hinten." Ich habe dieser Schilderung nichts weiter hinzuzufügen, als dass der Harnleiter am Vorderende der Niere nicht bloss den von Leydig beschriebenen blind endigenden Canal nach vorne entsendet, sondern ausserdem noch einen Ast abgibt, welcher die Spitze der Niere umfasst und sich an den medialen Rand derselben begiebt, um hier in später näher anzugebender Weise mit dem Hodennetz in Verbindung zu treten. Dass auch der Harnleiter der Weibchen eine Verlängerung über das vordere Nierenende hinaus besitzt, scheint Leydig nicht beachtet zu haben. Ich vermisse darin die Wimperung. Aehnlich verhält sich der Harnleiter von Discoglossus pictus ♂, nur fehlt ihm die Verlängerung nach vorn.

Das freie Ende des Harnleiters ist bei vielen Arten im männlichen Geschlechte flaschenartig erweitert, so bei Rana esculenta und R. halecina,

---

[1]) Lereboullet, a. a. O. p. 161. tab. 18. Fig. 187.

[2]) Leydig, „Fische und Reptilien", S. 73. Taf. III. Fig. 25, c, 26, b.

Hyla arborea und H. xerophylla, Phyllomedusa, Ixalus und Hypopachus. Bei Discoglossus erreicht die Erweiterung den höchsten Grad und beginnt nicht am freien Abschnitt des Harnleiters, sondern schon fast in der Mitte des Nierenrandes, so dass die hinteren Sammelröhren in sie einmünden (Taf. IV. Fig. 4 lg')[1]). Diese Anschwellungen dienen als Reservoire für den Samen während der Begattungszeit. Denselben Zweck erfüllen bei Rana temporaria mächtige verästelte Drüsenschläuche, die sich in der lateralen Wand des Harnleiters entwickelt haben und in ihrer Gesammtheit die bekannte „Samenblase" darstellen. In der Zeit geschlechtlicher Unthätigkeit sehr reducirt, erreicht dieselbe während der Brunst einen ungeheuren Umfang.

Die Müllerschen Gänge.

Die Müllerschen Gänge dienen im weiblichen Geschlechte als Eileiter. Sie beginnen überall mit einer mehr oder minder weiten trichterförmigen Oeffnung, dem ostium tubae abdominale, an der vordern Grenze der Leibeshöhle, neben den Lungenwurzeln. Das den Trichter auskleidende Epithel ist mit kurzen, feinen Flimmerhaaren besetzt. Aehnliche Epithelien finden sich bekanntlich in der Leibeshöhle erwachsener weiblicher Frösche in inselartigen Bezirken verbreitet und sind offenbar bestimmt, die von den Eierstöcken entleerten Eier in die entlegene Eileiteröffnung zu leiten. Ueber die Verbreitung dieser Wimperzellen habe ich den älteren Beobachtungen von Thiry u. A. nichts hinzuzufügen. Ueber die Epithelien des Frosch-Eileiters liegen neue Beobachtungen von Neumann vor[2]), auf die ich in Ermanglung eigener Untersuchungen über diesen Gegenstand verweisen muss.

Von seinem trichterförmigen Ostium aus zieht der Eileiter, in der Jugend gestreckt, bei erwachsenen Thieren namentlich während der Brunstzeit ausserordentlich reich gewunden, zur Seite der Niere herab, mit der ihn ein breites Halteband verbindet. In der Gegend des hintern Nierenendes erweitern sich plötzlich die Eileiter, so dass sie sich von beiden Seiten in der Mitte berühren, und tauschen gleichzeitig ihre bis dahin dick-

---

[1]) Vergl. Wittich, Z. f. w. Z. Bd. IV. Taf. X, B. Fig. 1, u.

[2]) E. Neumann, „Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel beim Frosche", nebst Anhang: „Die Drüsen des Froscheileiters." — Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI. 1875. S. 354.

Vgl. ferner: A. Böttger, „Ueber den Bau und die Quellungsfähigkeit der Froscheileiter." — Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXXVII. S. 174, und

Lereboullets oben angeführtes Werk, p. 108—112.

wandige, drüsenreiche Wandung gegen eine dünnhäutige und durchsichtige aus, die neben Bindegewebe glatte Muskelfasern enthält. Man bezeichnet diesen Abschnitt gewöhnlich als Uterus, obwohl in ihm niemals die Eier zur Entwickelung gelangen; er dient nur als ein Reservoir, in dem sich die einzeln vom Eierstock ausgestossenen und im Eileiter mit ihrer Gallerthülle versehenen Eier zu den bekannten Ballen oder Schnüren zusammenfügen.

Hinsichtlich des Verhaltens der Mündungen bestehen etwas grössere Verschiedenheiten bei den Anuren, als wir sie bei den übrigen Amphibien beobachtet haben. Doch gilt die für die Coecilien sowie die Urodelen oben aufgestellte Regel der vollständigen Trennung der Harn- und Eileitermündungen auch ausnahmslos für die Anuren. Jene liegen überall hinter diesen. Während wir aber bei Urodelen — abgesehen von Triton platycephalus nach Wiedersteins Angabe — niemals eine Vereinigung der Endabschnitte der beiden Eileiter beobachtet haben, kommt es bei den Anuren ziemlich häufig dazu. Ein solches Verhalten habe ich bei allen untersuchten Arten der Gattung Bufo gefunden: die dünnwandigen „Uterus“-Säcke rücken hinter der Niere dicht an einander heran, und etwa 5 mm. vor der Mündung in die Kloake verschwindet die sie bis dahin trennende Membran; die gemeinsame Oeffnung beider Eileiter befindet sich auf einer niedrigen Papille. Zu wirklicher Vereinigung und gemeinsamer Ausmündung der Eileiter kommt es ferner bei Alytes obstetricans; nur scheinbar ist dieselbe indessen bei Hyla, wo die Eileitermündungen zwar auf einer gemeinsamen Papille liegen, aber die Lumina durch eine mittlere Scheidewand vollständig getrennt sind. Bei Polypedates quadrilineatus, Ixalus sp., Discoglossus, Rana und Pelobates ist die Trennung der beiden Mündungen sehr deutlich, namentlich bei Rana (Taf. IV, Fig. 8), wo die Letzteren (mg‘) auf zwei Papillen angebracht sind, während sie bei Pelobates (Fig. 9) und den übrigen angeführten Gattungen nicht aus der Ebene der Kloakenwand hervorragen.

Durch grosse Variabilität im Verhalten der Ausführungswege zeichnet sich Bombinator aus, der deshalb einer besondern Schilderung bedarf. Unter acht darauf untersuchten Individuen besassen sieben einfache Eileitermündungen; bei dem achten blieben die Eileiter vollständig getrennt und öffneten sich auf zwei gleichfalls isolirten Papillen. Die ersten sieben lassen sich aber noch in drei Gruppen vertheilen nach dem Verhalten der Harnleiter. Dieselben mündeten in einem Falle (Fig. 10 a.) unmittelbar neben einander, doch getrennt hinter der Eileiterpapille; bei zwei andern Thieren blieb der linke Harnleiter in der linken Körperhälfte liegen, wohingegen der rechte die Eileiter kreuzte und neben jenem links vom Eileiter mündete; die vier übrigen Individuen zeigten das entgegengesetzte

Verhalten: die Oeffnungen beider Harnleiter lagen an der rechten Seite (Fig. 10b). Bei dem achten Thier fassten die beiden Eileiterpapillen die nahe beisammen gelegenen Harnleiteröffnungen zwischen sich (Fig 10c.)

Die männlichen Tuben. — Um die Kenntniss der Müllerschen Gänge der männlichen Anuren hat sich besonders Leydig [1]) verdient gemacht. Seine Beobachtungen erstrecken sich über Rana temporaria, Ceratophrys dorsata, verschiedene Bufo-Arten und Bombinator. Ueber die männliche Tube von Rana, die als weisslicher Faden unweit des lateralen Nierenrandes sichtbar ist, lagen schon ältere Angaben von Rathke [2]) und Burow [3]) vor. Ersterer hatte dieselbe als Samenleiter aufgefasst. Lereboullet [4]) beschreibt sie als „canal déférent accessoire, sorte de diverticulum". Lereboullet, Wittich [5]) und Leydig haben in dem Faden ein Lumen erkannt. Nach meinen eigenen Beobachtungen kann ich bestätigen, dass die Tube von Rana temporaria ♂ in der von den früheren Autoren geschilderten Weise, von der Lungenwurzel beginnend, in geringer Entfernung vom lateralen Nierenrande verläuft und sich schliesslich an den freien Lappen der Samenblase ansetzt. Ob sie hier in dieselbe mündet oder noch weiter daran entlang läuft oder endlich blind endet, vermag ich nach Untersuchung erwachsener Thiere nicht zu entscheiden. Die Aufklärung der genaueren Beziehungen zum Leydigschen behalte ich mir für den entwicklungsgeschichtlichen Theil meiner Arbeit vor. Die Tube selbst habe ich nicht immer als Canal gefunden, sondern sehr oft als soliden Zellstrang, in dem auch an Querschnitten kein Hohlraum zu erkennen war. Dagegen kann ich vollständig bestätigen, was Leydig über das Vorderende sagt: „es scheint frei in die Bauchhöhle zu münden". Ich habe in der That in weitaus den meisten Fällen ein trichterförmiges Ostium abdominale auch an der männlichen Tube beobachtet. Schon Burow nennt den Canal „in fine suo in modum infundibuli extensus [6])." Ceratophrys ♂, bei dem Leydig die Tube in ausgezeichneter Entwickelung getroffen hat, habe ich nicht untersuchen können.

Die mächtigste Ausbildung erlangt die Tube bei den Männchen ver-

---

[1]) Leydig, „Fische und Reptilien", S. 67 ff.

[2]) Rathke, „Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Thiere."

[3]) Burow, „De vasis sanguiferis ranarum." Regimonti. 1834, p. 13.

[4]) Lereboullet, a. a. O, p. 79.

[5]) Wittich, „Beiträge zur Entwickelung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien." — Z. f. w. Z. Bd. IV. S. 144.

[6]) Burow, a. a. O. p. 13.

schiedener Bufo-Arten. Von Bufo cinereus beschreiben ihn Rathke[1]) als „Samenleiter", Bidder[2]) als „Samenblase", Wittich[3]) als „Ueberrest des Ausführungsganges der Müller-Wolffschen Drüse". Letzterer giebt eine vortreffliche Abbildung in seiner Fig. 10, Taf. IX. Bei dieser Art ist der Grad der Ausbildung erheblichen individuellen Schwankungen unterworfen. Selten findet man den Canal so weit wie in Wittichs Figur. Namentlich die vordere Hälfte erscheint oftmals stark reducirt, abgesehen von dem trichterförmigen Ostium, das ich nie vermisse. In der hintern Abtheilung ist die Wand dicht ausgekleidet von kurzen Drüsenschläuchen mit blassen, kleinkernigen Zellen. Ueber die Ausmündung der Canäle sind die früheren Angaben ungenügend. Sämmtliche Beobachter lassen dieselben in die Harnleiter eintreten, von denen aus ihnen indessen Injectionen nicht gelangen. Durch Anfertigung von Schnittreihen durch das hintere Harnleiterende und die Kloake überzeugt man sich leicht, dass die Tuben nicht an der Stelle in den Harnleiter einmünden, wo sie sich an denselben ansetzen. Sie verlaufen vielmehr, ohne mit jenem zu communiciren, neben ihm her, rücken an seine ventrale Fläche, bis sie sich einander berühren und schliesslich verschmelzen, um kurz vor den Harnleitern in die Kloake zu münden: sie verhalten sich also ganz entsprechend wie die Eileiter des Weibchens, ihre Homologa. Bei unsern beiden andern einheimischen Bufo-Arten, B. calamita und B. variabilis erlangen die Tuben bei Weitem nicht solchen Grad der Entwicklung, am wenigsten bei der letzten Art, wo zwar der Tubentrichter an der Lungenwurzel noch erhalten bleibt, aber der übrige Theil des Ganges zu einem feinen kaum sichtbaren Faden reducirt erscheint. Bei B. calamita ♂ besteht die Tube in einem engen Canal, der von längeren oder kürzeren schlauchartigen Erweiterungen unterbrochen ist, besonders in der hinteren Hälfte. Diese sind von Cylinderepithel ausgekleidet, in dem sich stellenweise ziemlich complicirte, hier nicht näher zu schildernde Drüsen entwickelt haben. Bidder hat bei Bufo agua ♂ eine ungeheuer mächtige „Samenblase" gefunden, in der er allerdings nicht mit Sicherheit eine Höhlung bemerken konnte. „In der Höhe des hinteren Nierenendes bildete dieser Theil eine Anschwellung von gegen 1''' Länge, die durch mehrere dicht aneinander liegende, knäuelförmig zusammengeballte Windungen entsteht, welche der sonst gerade verlaufende Strang an dieser Stelle bildet"[4]). Wie wir bei Betrachtung der Geschlechtsorgane sehen werden,

---

[1]) Rathke, „Beiträge zur Naturgeschichte", Bd. III.

[2]) Bidder, a. a. O. S. 30.

[3]) Wittich, a. a. O. S. 145.

[4]) Bidder, a. a. O. S. 27. Taf. I. Fig. II, A, C, D.

hat Bidder ein junges Weibchen untersucht, bei dem das vorn geschilderte Verhalten des Eileiters in der That leicht zu constatiren ist, abgesehen davon, dass derselbe kein Strang, sondern ein Canal ist. Die Tube des männlichen Bufo agua ist, wie ich mich an vier Exemplaren überzeugen konnte, ganz anders beschaffen. An der Lungenwurzel findet man, wie bei den übrigen Kröten, die trichterförmigen Ostien; die von diesen ausgehenden dünnwandigen Canäle ziehen indessen nur bis etwa an das vordere Drittel der Niere, wo sie sich an den Harnleiter ansetzen, mit dem sie übrigens nicht zu communiciren schienen. Bei dem von Wittich untersuchten Männchen „stand ein äusserst feiner weisser Faden mit der leichten Anschwellung des Ureters zu einer Samentasche in Verbindung". [1]) Aehnlich fand es Leydig bei Bufo maculiventris Spix, während bei B. ornatus ♂ die Tube sich ganz wie der Eileiter des Weibchens verhielt [2]). Ebenso beobachtete sie Wittich bei Bufo musicus (lentiginosus), Docidophryne Lazarus und Gasterophryne marmorata. Dasselbe kann ich von Bufo intermedia und B. americana angeben. Ob hier die Tuben in die Harnleiter münden oder in die Kloake, wie bei Bufo cinereus, kann ich nicht angeben. Bei Bombinator igneus ♂ hat Wittich die Tube vollständig übersehen, dagegen giebt Leydig eine sehr genaue Beschreibung derselben. „Schon mit freiem Auge kann wahrgenommen werden, dass da, wo der weisse Harn-Samengang vorne aufhört, noch ein äusserst zarter Faden weiter nach vorn zur Lungenwurzel läuft, und schneidet man denselben heraus, so hat man unter dem Mikroskop einen Canal vor sich, der durchschnittlich 0.024''' breit ist, der sich ferner an seinem Ende verbreitert und hier deutlich flimmert. Dieser Gang mündet aber nicht, wie es nach dem Ansehen mit blossem Auge den Anschein hat, in das vordere blinde Ende des Harn-Samenleiters, sondern läuft dem Harn-Samenleiter eng angeheftet, aber distinct vor ihm, weit nach hinten, um allerdings zuletzt in ihn sich einzusenken." [3]) Häufig fand ihn Leydig von „hydatidenartigen Erweiterungen" unterbrochen und auch sonst in seinem Verhalten schwankend. Dasselbe muss ich bestätigen. In mehreren Fällen traf ich statt eines Canales einen soliden Zellstrang, der oft nur eine kurze Strecke neben dem Harn-Samenleiter sich hinzog. Dass der Canal sich schliesslich in den letzteren einsenke, habe ich nie beobachtet. Auch auf diesen Punkt werde ich im entwicklungsgeschichtlichen Abschnitt zurückzukommen haben. Einen recht hübschen Beweis für die Uebereinstimmung der männlichen

---

[1]) Wittich, „Harn- oder Geschlechtsorgane von Discoglossus." Z. f. w. Z., Bd. IV. S. 170.

[2]) Leydig, a. a. O. S. 72.

[3]) Leydig. a. a. O. S. 73.

Tube mit dem Eileiter liefert ein Bombinator, bei dem die erstere eine Entwicklung erlangt, die rechts kaum gegen die eines normalen Eileiters zurücksteht, während sie links zwar etwas geringer ist, doch das gewöhnliche Mass bedeutend überschreitet. An beiden Seiten liessen sich die Tuben bis dicht vor die Kloake getrennt von den Harnleitern erkennen; über ihre Mündung weiss ich nichts, da ich das Präparat nicht darum opfern wollte. Rudimente der Tube fand ich ferner noch bei Pyxicephalus, Cystignathus und Discoglossus, bei Ersterem als einen feinen Faden, der sich etwa auf der Grenze der hinteren zwei Drittel der Niere an den Harn-Samenleiter ansetzte, an der Lunge aber einen deutlichen Trichter besass. Bei der zweiten Gattung beobachtete ich zwar den Trichter, sonst aber von der Tube keine Spuren mehr. Bei Discoglossus zog ein feiner Faden, der einzelne cystenartige Anschwellungen besass, vom Vorderende der Niere zur Lunge (Taf. IV. Fig. 4 mg). Am Harnleiter liess er sich nicht weiter verfolgen. Vorn lief er spitz aus, ohne Tubentrichter. Den Müllerschen Gang von Alytes ♂ werde ich unten schildern.

Damit ist die Reihe derjenigen Anuren erschöpft, bei denen ich Reste der männlichen Tuben bemerken konnte. Bei zahlreichen Exemplaren von Pelobates fuscus wie Hyla arborea habe ich vergeblich darnach gesucht. Dasselbe gilt von allen untersuchten Hyliden, nämlich Hyla xerophylla, Ixalus sp. und Phyllomedusa bicolor; ferner von Heliorana, Cryptotis, Limnodynastes, Pseudophryne, Platymantis und Hypopachus, und endlich von Pipa und Dactylethra.

Unter solchen Umständen kann die Frage, welche morphologische Bedeutung dem Harnleiter zukomme, nicht ohne Weiteres für alle männlichen Anuren beantwortet werden. Bei den Urodelen, wo ausnahmslos der primäre Urnierengang sich in zwei von einander isolirte Canäle gespalten hatte, deren medialer die Sammelröhren der Niere aufnahm und als Harn-Samenleiter diente, während der laterale sich in mehr oder weniger deutlichen Rudimenten erhielt, konnten Harnleiter und Leidigscher Gang als synonym gebraucht werden. Anders bei den Anuren. Wo wie bei Rana Bufo, Bombinator und einigen andern Gattungen zwei Canäle bestehen, die sich im Wesentlichen wie die Harn- und Eileiter des Weibchens verhalten, werden wir keinen Anstand nehmen, dieselben als Homologa dieser zu betrachten. Ich habe daher die Bezeichnungen „männliche Tube“ und „Müllerschen Gang“ unbedenklich dafür angewendet. Allein schon bei den Arten, wo der so bezeichnete Canal nur zwischen der Nierenspitze und der Lungenwurzel besteht, also z. B. bei Discoglossus und Cystignathus, ist eine andere Auffassung einstweilen, so lange wir die Entwicklungsgeschichte dieser Formen nicht kennen, möglich. Es kann das embryonale Verhalten

des primären Urnierenganges in der ganzen Ausdehnung der Niere persistiren, und dann hätten wir bei diesen Arten den Harnleiter des Weibchens zwar als Leydigschen Gang zu deuten, den des Männchens dagegen als einen ungetheilten Rest des primären Urnierenganges. Dieselben Betrachtungen gelten für die Gattungen, bei denen alle Spuren der männlichen Tube vermisst werden. Da auf dem Wege rein anatomischer Untersuchung der erwachsenen Thiere kein Aufschluss über diesen Punkt gewonnen werden kann, verzichte ich hier auf eine weitere Erörterung desselben. Wir werden im zweiten Abschnitt Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen.

Die Eierstöcke.

Die Eierstöcke der Anuren sind wie bei den andern Amphibien mittelst ziemlich breiter Mesoarien, die von der Wurzel des Mesenteriums entspringen, an den medialen Nierenwänden befestigt. Auf ihre sehr eigenthümliche Gestalt sind schon ältere Autoren aufmerksam geworden. So sagt Stannius [1]), sie seien „durch innere Scheidewände in einzelne Hohlräume zerfallen", während schon vor ihm Lereboullet [2]) treffender bemerkt: „Les poches d'ont l'ovaire se compose sont indépendantes les unes des autres et constituent à elles seules autant d'ovaire particuliers étroitement unis entre eux par le péritoine, mais dont la cavité est fermée de toute part, du moins le plus ordinairement." Die Eierstöcke sämmtlicher Anuren stellen in der That eine bald grössere, bald kleinere Längsreihe von dünnwandigen Taschen dar, an deren Innenwand die Ovula hängen. Zwischen je zweien dieser Taschen verwachsen die Wandungen fest mit einander. Ein Zusammenhang der einzelnen Hohlräume, in welche auf diese Weise das Ovarium jeder Seite zerlegt wird, besteht durchaus nicht, obwohl es durch einen Zerfall der einzelnen Taschen in zwei oder mehrere Lappen häufig so scheint. Die Zahl dieser Ovarialfächer ist bei den verschiedenen Arten verschieden, innerhalb einer und derselben Art indessen ziemlich beständig. Einen einfachen ungetheilten Hohlraum finde ich nur bei Pelodytes punctatus; 3—4 Fächer besitzt das Ovarium von Alytes, 5 von Discoglossus, 6—8 von Ixalus und Polypedates, 9—12 von Pelobates, 9 von Hyla, 15 von Rana und bis zu 30 das von Bufo. Durch eine besondere Bildung zeichnet sich das vordere Ende des Ovariums aller Bufonen aus; namentlich bei jungen Weibchen findet man hier deutlich einen Körper, der sich schon durch seine viel compactere Beschaffenheit von den hinteren, wie bei den übrigen Anuren beschaffenen Abschnitten unterscheidet. Wie man sich an Quer-

[1]) Stannius, „Lehrbuch der Zootomie". 2. Aufl. Amphibien. S. 255.
[2]) Lereboullet, a. a. O. S. 55.

schnitten leicht und sicher überzeugt, besitzt derselbe keinen Hohlraum, sondern besteht aus einer dichtgedrängten Masse von Zellen, die mit den Eiern des übrigen Ovariums wesentlich übereinstimmen; im Allgemeinen besitzen sie ein etwas höheres Follikelepithel. Ihr Kern gleicht völlig dem Keimbläschen eines echten Eies und enthält wie dieses eine Anzahl in der Regel wandständiger bläschen- oder tropfenförmiger Keimflecke. Während sich nun in den Eiern des hinteren Eierstocksabschnittes die bekannten Dotterschollen ausbilden und allmählich mehr und mehr Pigment anhäuft, behalten die Bestandtheile dieses Theiles, den ich aus später zu erwähnenden Ursachen „das Biddersche Organ des Krötenovariums" nennen will, ihre anfängliche Grösse und Farblosigkeit. Nach und nach tritt sogar eine Rückbildung ein; bei den meisten erwachsenen Kröten findet man kaum noch Spuren davon; die letzten Reste erscheinen als gelbliche kaum hirsekorngrosse Knötchen zwischen dem Ovarium und dem Fettkörper. Bei der Beschreibung des Krötenhodens komme ich auf dies Biddersche Organ noch einmal zurück.

Welche Bedeutung dem Zerfall des Anuren-Ovariums in eine Anzahl isolirter Taschen zukommt, ob wir etwa in derselben einen Ausdruck einer Segmentirung zu erblicken haben, vermag ich für den Augenblick nicht zu entscheiden. Dass die Segmentirung nicht mit derjenigen der Wirbelsäule und der Musculatur übereinstimmt, ergiebt sich aus den oben angeführten Zahlen von selbst; ob aber die Zahl der Ovarialfächer mit derjenigen der Nierensegmente zusammenfällt, muss bei unserer Unkenntniss der letzteren einstweilen unentschieden bleiben.

In Bezug auf die histologische Structur des Ovariums habe ich, abgesehen von den hier nicht zu schildernden, dem Wachsthum dienenden Einrichtungen, dem von früheren Autoren Festgestellten nichts hinzuzufügen.

Die Hoden.

Die beiden Hoden liegen symmetrisch auf der ventralen Seite der Niere. Ein jeder ist durch ein breiteres oder schmaleres Halteband (Mesorchium) am medialen Rande einer Niere befestigt. Die Form des Hodens wechselt von der einen kleinen Kugel bis zu der eines langen Cylinders; erstere finden wir bei Alytes obstetricans, letztere bei den Bufonen, namentlich bei Bufo agua, wo der Hode fast die Länge der Niere erreicht. Bei den meisten Anuren ist derselbe nur etwa halb so lang wie die Niere, so bei unsern einheimischen Fröschen und Kröten, bei Hyla, Bombinator, Pelobates, Pelodytes u. A. Nicht selten ist er dabei mehr oder minder stark abgegeplattet. In geringem Masse ist dies bei Rana der Fall, bei Pseudophryne

Bibronii dagegen in so hohem, dass der Hode als eine etwas elliptische platte Scheibe erscheint. Im Allgemeinen sind die Hoden etwas dem vordern Nierenrande genähert, besonders bei den kugligen oder kurz cylindrischen Formen. Bei Bufo rücken sie, in Folge der Zwischenlagerung gewisser Gebilde zwischen sie und den Fettkörper, in die Mitte oder selbst gegen die hintere Nierenhälfte zu.

Hinsichtlich des feineren Baues lassen sich ausser dem schwach entwickelten bindegewebigen Stroma, die Kapseln, in denen die Samenelemente sich entwickeln, und die ausführenden Canäle, welche ein intratesticuläres Hodennetz bilden, unterscheiden; letzteres entspricht dem bei den Urodelen gefundenen Sammelgang mit seinen Aesten. Diese Theile stehen in verschiedener Weise mit einander im Zusammenhang. Bei weitaus den meisten Formen sitzen die kurzen kugligen oder durch gegenseitigen Druck polygonal gewordenen Kapseln den Enden der Canäle des intratesticulären Hodennetzes auf wie Beeren einer Traube. Dies ist der Fall bei Pseudophryne, Limnodynastes, Heliorana, Cryptotis, Alytes und in etwas modificirter Weise bei Bufo und Bombinator; hier entleeren sich indessen nicht alle Hodenkapseln direct in die ausführenden Canäle, sondern ein Theil derselben setzt sich unter Durchbrechung der Scheidewand mit einer der anliegenden Kapseln in Verbindung, und ergiesst ihren Inhalt zunächst in diese. Dieser Zusammenhang erscheint erst zu entstehen, wenn die Spermatozoen reif sind und ausgestossen werden.

Eine scheinbar sehr abweichende Structur besitzt der Hode von Discoglossus; schon von Wittich ist die Anordnung der Kapseln im Wesentlichen richtig beschrieben. Der „spindelförmige, gleichmässig vorn und hinten zugespitzte“ Hode besteht aus zahlreichen, parallel neben einander liegenden Schläuchen, deren jeder fast die Länge des ganzen Organes besitzt. An dem Vorderende des Hodens, aus dem ein einziges sehr weites vas deferens entspringt, vereinigen sich alle diese Schläuche in wenigen äusserst kurzen Sammelcanälen, welche das intratesticuläre Hodennetz darstellen, das die Samenschläuche mit dem vas efferens verbindet. Aus diesem Verhalten des Discoglossus-Hodens glaube ich dasjenige des Hodens von Rana ableiten zu dürfen. Leydig [1]) hat den Bau desselben richtig erkannt. Mit Recht bekämpft er Lereboullets Angabe, es fänden sich in der Marksubstanz Schläuche, die an beiden Enden blind geschlossen wären. Das intratesticuläre Hodennetz beginnt mit einem länglichen Sinus, von dem aus nach allen Seiten die schlauchförmigen Samenkapseln entspringen, sich zunächst mehrfach hin- und herwinden, dann aber in der Peripherie unter

[1]) Leydig, „Fische und Reptilien“, S. 67.

gleichzeitiger Verästelung sich dicht an einander legen und radiär anordnen. Der Unterschied zwischen dem Bau des Discoglossus-Hodens und des Froschhodens bestände danach wesentlich darin, dass bei jenem das intratesticuläre Hodennetz am vordern Ende, bei diesem mehr in der Mitte und an der medialen Seite des Organs angebracht ist, während die Samenschläuche dort, einander parallel, um die Längsachse des Hodens herumgelagert, hier dagegen radiär gestellt erscheinen. Eine weitere Begründung dieser Vergleichung kann erst im zweiten Abschnitt gegeben werden, nachdem wir den histologischen Bau der Samenschläuche selbst erkannt haben.

Ueber diesen mögen an dieser Stelle nur einige Bemerkungen über die Form der Samenfäden bei Alytes, Pelobates, Bufo und Discoglossus ihren Platz finden, da meines Wissens bisher keine Beobachtungen darüber mitgetheilt sind. Die Spermatozoen von Alytes besitzen einen vorn spitzig zulaufenden stäbchenförmigen Kopf und einen etwa doppelt so langen feinen Schwanz, an dem eine schöne undulirende Membran entlang zieht. Ganz ähnlich finde ich die Spermatozoen von Bufo cinereus, denen La Vallete in seiner neuesten Publication [1]) zwei Schwänze zuschreibt. Pelobates besitzt Samenfäden mit einem langen, korkzieherförmig gewundenen Kopf und langem feinen Schwanz ohne undulirenden Saum. Discoglossus endlich besitzt die längsten Spermatozoen, welche, meines Wissens, je beobachtet sind: sie sind über zwei Millimeter lang; davon kommt fast die Hälfte auf den dünnen, korkzieherförmigen Kopf, das Uebrige auf den mit unmessbar feiner Spitze auslaufenden und mit einer äusserst zarten undulirenden Membran umgebenen Schwanz.

Das Biddersche Organ des Krötenhodens.

Mit diesem Namen bezeichne ich das eigenthümliche bei Kröten zwischen Hoden und Fettkörper gelegene Gebilde, das zuerst von Bidder [2]) genau unter dem Namen „accessorisches Organ", dann noch eingehender von Wittich [3]) als „rudimentäres Ovarium" beschrieben ist. Bei Bufo cinereus „setzt sich das obere Ende des Hodens in eine scheibenförmige, plattgedrückte, röthlich gelbe, unebene und höckerige Masse fort" [4]). Der Inhalt derselben gleicht völlig den Eiern des Eierstockes: es sind grosse Zellen mit trübem Protoplasma und einem grossen Keimbläschen mit mehr oder

---

[1]) La Vallette St. George, „Ueber die Genese der Samenkörper" 4. Mitth. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. S. 807.

[2]) Bidder, a. a. O. S. 28.

[3]) Wittich, a. a. O. S. 158 ff. Taf. IX. Fig. 10, 13, 14.

[4]) Bidder, a. a. O. S. 28.

minder zahlreichen Keimflecken, umgeben von einem Follikelepithel, dessen Zellen in der Regel etwas höher sind als die der eigentlichen Eifollikel. Das Organ unterscheidet sich von dem Eierstocke indessen durch den Mangel eines Hohlraumes und die Anordnung der eiähnlichen Zellen in mehrfachen Schichten, wodurch eine bedeutende Massigkeit desselben bedingt ist. In dem bindegewebigen Stroma, welches die Zellen umhüllt, entwickelt sich bisweilen dunkles Pigment, niemals aber, soweit meine Erfahrung reicht, in den Eizellen selbst, wie bei den echten Eiern. Der Angabe der älteren Beobachter, dass es niemals zur Reife und Ausstossung dieser „Eier" komme, kann ich vollständig beipflichten. Durch die oben (S. 98) mitgetheilte Beobachtung, dass ein ganz entsprechendes Organ auch am Vorderende des Eierstockes der weiblichen Kröten vorhanden ist, wird die Bedeutung des in Rede stehenden Gebildes offenbar in ein anderes Licht gesetzt, als bisher. Ich nehme daher auch Anstand, die von Wittich herrührende Bezeichnung desselben als „rudimentäres Ovarium" beizubehalten. Man wäre dann gezwungen, auch dem Weibchen ein „rudimentäres Ovarium" ausser dem typischen Eierstock zuzuschreiben. Ich muss hier kurz erinnern an Das, was schon Wittich über die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Kröten mitgetheilt hat [1]). Es bekommt danach „die Anfangs fadenförmige Geschlechtsdrüssenanlage sehr bald dicht unter dem Fettkörper eine rundliche Anschwellung, während der hintere Theil noch als ein feiner Faden verläuft". Diese Anschwellung wird zu dem „rudimentären Ovarium", der hintere Faden zur eigentlichen Geschlechtsdrüse, zum Eierstock beim Weibchen, zum Hoden beim Männchen. „Immer aber sieht man auch bei dem Weibchen noch im zweiten Jahre jene rundliche vordere Anschwellung". Dass auch später noch Reste davon sich erhalten, scheint Wittich entgangen zu sein.

In meiner Ansicht, dass die Deutung dieser Befunde in dem Sinne, als seien die Kröten normal hermaphroditisch, unstatthaft ist, bestärkt mich eine interessante Beobachtung an einem Bufo cinereus, den Herr Dr. Fries bei Tübingen gefangen und mir freundlichst zur Untersuchung überlassen hat. Hier lag an beiden Seiten zu hinterst ein normal, nur etwas kürzer als gewöhnlich ausgebildeter Hode; daran schloss sich ein echtes Ovarium, mit mehreren isolirten Hohlräumen, deren dünne Wandungen Eier von der Grösse, wie sie einer zwei- bis dreijährigen Kröte zukommen, trugen. Zwischen diesem Ovarium und dem Fettkörper fand sich auch hier das Biddersche Organ, durch seine compacte Beschaffenheit von dem ersteren deutlich unterschieden. Wir haben also hier eine echte Zwitterbildung vor

---

[1]) Wittich, a. a. O. S. 158. Taf. IX. Fig. 17.

uns. Die Müllerschen Gänge waren wie beim Männchen beschaffen. Eine ähnliche Missbildung beobachtete ich bei einem Pelobates fuscus, den ich bei Würzburg fing. An der rechten Seite war ein normaler Hode vorhanden; links bildete nur die vordere Hälfte der Geschlechtsdrüse einen Hoden, die hintere dagegen bestand aus zwei Eierstocksfächern, in denen die Eier vollständig wie bei einem Weibchen schwarz pigmentirt waren und auch die Grösse reifer Eier besassen. Trotzdem war an beiden Seiten kein Müllerscher Gang zu sehen.

Welche Bedeutung hat aber das Biddersche Organ, wenn es nicht ein rudimentäres Ovarium ist? Eine bestimmte Antwort kann ich auf diese Frage einstweilen nicht geben. Mir liegen indessen einige Beobachtungen vor, welche es mir nicht unwahrscheinlich machen, dass Bidders ursprüngliche Deutung, jenes accessorisches Organ sei eine Abtheilung des Hodens, und zwar eine auf einer niedrigen Entwickelungsstufe stehen gebliebene, welche die Bildung des Sperma und der Spermatozoen vorbereitet [1]), der Wahrheit sehr nahe kommt, obwohl sie von Wittich so entschieden zurückgewiesen ist. Ich muss mich an dieser Stelle mit einer blossen Andeutung begnügen und behalte mir eine ausführliche Darstellung für den zweiten Theil dieser Abhandlung vor.

Nun nur noch einige Worte über die Verbreitung des Bidderschen Organes bei verschiedenen Arten. Ausser Bufo cinereus, auf welche sich die obigen Angaben hauptsächlich beziehen, besitzen dasselbe unsere beiden andern einheimischen Krötenarten Bufo variabilis und B. calamita. Es ist hier weniger scharf gegen den Hoden abgesetzt, sondern umfasst einen grossen Theil desselben mantelartig. Ich habe es ferner gefunden bei Bufo intermedia, B. americana und Bufo agua. Bei der letztgenannten Art verhält es sich ganz wie bei den übrigen, liegt also zwischen dem Hoden und dem Fettkörper. So fand es auch Wittich; Bidders Angabe, das „accessorische Organ“ von Bufo agua liege hinter dem Hoden, erklärt sich daraus, dass Bidder das eigentliche „accessorische Organ“ des von ihm untersuchten Weibchens für den Hoden gehalten hat, also über das Geschlecht des ihm vorliegenden Thieres sich im Irrthum befand.

Das Hodennetz.

Bei den Coecilien und Anuren hatte es keine erheblichen Schwierigkeiten gemacht, das extratesticuläre Hodennetz in seinen Beziehungen sowohl zum intratesticulären Sammelgang als auch zur Niere zu erkennen. In den

[1]) Bidder, a. a. O. S. 28.
[2]) Bidder, a. a. O. S. 18 ff.

meisten Fällen sahen wir die Quercanäle desselben in einen Längscanal einmünden und von diesem eine Anzahl eigentliche vasa efferentia entspringen, die sich mit je einem Malpighischen Körperchen verbanden. Um über den Zusammenhang des Hodennetzes mit der Niere bei den Anuren ins Klare zu kommen, bedarf man geschlechtreifer Thiere, aus deren Hoden sich das Sperma durch einen leichten Druck in die ausführenden Canäle hineintreiben lässt. Injectionen farbiger Flüssigkeiten durch Einstich in den Hoden, die Heidenhain empfiehlt, haben mir nie befriedigende Resultate ergeben.

Es ist bekanntlich das Verdienst Bidders [2]), den Nachweis geführt zu haben, dass auch beim Frosch der Same die Niere durchsetzt, ehe er in die Kloake entleert wird. Aus den Hoden sah dieser vortreffliche Beobachter die durch Anastomosen zu einem Netzwerk verbundenen Längscanäle, welche er als vasa efferentia bezeichnet, entspringen, zum medialen Nierenrande ziehen und hier in einen Längscanal einmünden, „aus dem die Nierencanälchen hervorgehen." Lereboullets Angabe, die canaux efférents verzweigten sich nie, ist entschieden unrichtig. Ich finde Bidders Schilderung vollkommen correct und kann auch bestätigen, dass bisweilen einzelne vasa efferentia Seitenzweige abgeben, welche die Niere nicht erreichen, sondern im Mesorchium blind endigen; es ist sogar dieser keineswegs „sehr selten", wie Bidder meint [1]).

Ueber die Vereinigung der vasa efferentia mit den Harncanälchen haben sich die späteren Beobachter sehr verschieden ausgesprochen. Lereboullet [2]), der den Längscanal übersehen zu haben scheint, sagt: „les canaux efférents ne tardent sans doute à s'unir aux tubes excréteurs de cette glande urinaire", konnte indessen ihren Verlauf nicht verfolgen. Hyrtl [3]) sagt: „Die Injectionsmasse nimmt nicht bloss die Kapseln der Malpighischen Körperchen ein, sondern dringt auch in die Ausführungsgänge des Hodens ein, welche bekanntlich (?) bei Fröschen in diese Kapseln münden." Wittich und alle späteren Autoren sprechen sich über den Ort der Verbindung zwischen den Harn- und Samenwegen nicht bestimmt aus, vermuthen indessen, dass dieselbe erst in den weiteren Sammelröhren erfolge. Ludwig, Hüfner u. A. haben diese Fragen gar nicht ins Auge gefasst. Im Gegensatz zu Hyrtl endlich behauptet Heidenhain, der die oben erwähnte Injection durch Ausdrücken des Hodens angewandt hat, „in dem zweifellos den Harn bereitenden Theile der Niere sei von einer Verbindung

---

1) Bidder, a. a. O. S. 23.

2) Lereboullet, a. a. O. p. 78.

3) Hyrtl, „Injection der Wirbelthierniere". a. a. O. S. 172.

der Malpighischen Kapseln mit den Samenwegen nicht die Rede; sie finde erst in den grossen Ausflussröhren des Harns statt" [1]).

Während Heidenhain als Physiologe über diesen Befund eine gewisse Befriedigung empfinden mag, erwachsen dem Morphologen daraus grosse Schwierigkeiten, da sowohl für die Plagiostomen als auch für die beiden ersten Ordnungen der Amphibien der Zusammenhang der vasa efferentia mit den Malpighischen Körperchen über allem Zweifel feststeht. Ich habe daher viel Mühe darauf verwendet, zu ermitteln, welche von den einander so widersprechenden Angaben Hyrtls und Heidenhains die richtige sei. So sehr ich dafür eingenommen war, diejenige Hyrtls für richtig zu halten, so entschieden muss ich die Heidenhainsche bestätigen. Obwohl sich sehr schnell der Harnleiter mit der weissen Samenmasse füllte, fand ich niemals eine Spur derselben in einem Malpighischen Körperchen. Die Quercanäle des Hodennetzes (Taf. IV, Fig. 13, q.) mündeten in einen vollkommen Bidders Schilderung entsprechenden Längsgang, der am medialen Rande, etwas gegen die dorsale Fläche der Niere zu gerückt, verläuft, aber nicht wie bei den Anuren in einiger Entfernung davon angebracht ist, sondern der Niere eng anliegt. Betrachtet man ein Stück dieses Canales auf einem Schnitt von der dorsalen Nierenfläche, bei schwacher Vergrösserung, so erscheint derselbe stark varicös. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man den Grund dieses Aussehens in Folgendem: Der eigentliche Längscanal ist nur sehr dünn, von seiner lateralen Wand entspringen indessen in grosser Anzahl Canäle, welche quer durch die Niere hindurchziehen, sich zum Theil mit einander vereinigen und endlich in den Harnleiter eintreten. An der Stelle, wo diese Canäle den Längscanal (Taf. IV, Fig. 11, l.) verlassen, besitzen sie eine ampullenartige Erweiterung (a.), wodurch eben das varicöse Aussehen des Längscanales bedingt wird. Ob diese Ampullen ursprünglich Malpighische Kapseln gewesen sind, deren Glomerulus sich zurückgebildet oder gar nicht entwickelt hat, muss die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte lehren. Beim erwachsenen Thiere ist jedenfalls kein Glomerulus vorhanden; auch ist das diesen auskleidende Epithel cylindrisch und nicht pflasterförmig, wie in den Malpighischen Körperchen. Die aus den Ampullen hervorgehenden Canäle endlich gleichen nicht einem Hals, sondern charakterisiren sich in mehrfacher Beziehung als Sammelröhren. Sie besitzen nicht nur dasselbe Epithel wie diese, sondern nehmen in der That von der ventralen Nierenfläche her eine Anzahl von Harncanälchen auf. Es sind mit andern Worten die kammförmig aus dem Harnleiter hervorgehenden Quercanäle der Nieren, welche schon von allen

[1]) Heidenhain, Arch. f. mikr. Anat. S. 25.

früheren Beobachtern beschrieben sind. Dass der Längscanal nicht nur beim Männchen, sondern auch beim Weibchen vorhanden ist, hat schon Bidder angegeben [1]).

Völlig abweichende Verhältnisse treffen wir bei Bufo. Presst man zur Brunstzeit den Hoden einer Kröte aus, so dringt das Sperma, nachdem es die vielfach anastomosirenden Quercanäle des Hodennetzes (Taf. IV., 17, 9.) durchsetzt hat, zunächst in einen Längscanal (l.), der wie bei Rana am lateralen Nierenrande liegt. Die von diesem in erheblicher Anzahl entspringenden queren Canäle (ve') verlaufen nun an der ventralen Nierenfläche und entsenden 2 bis 5 Aeste (ve.) in die Nierenmasse hinein. Das sie auskleidende Epithel zeichnet sich durch die geringe Höhe seiner Zellen vor den aller übrigen Nierencanäle aus. Die erwähnten Aeste treten an die ventrale Seite gewisser Malpighischer Körperchen und führen das Sperma in diese hinein; der Abfluss erfolgt durch den kurzen, dem vas efferens gegenüber aus der Kapsel hervorgehenden Halse. Wie bei den Urodelen und Coecilien passirt also der Same bei Bufo die Harncanälchen ihrer ganzen Länge nach, auch die mit einem grossen Glomerulus versehenen Malpighischen Körperchen. Die Harncanälchen vereinigen sich schliesslich in den quer durch den dorsalen Nierenabschnitt ziehenden Sammelröhren (s.), welche sich sonst wie bei Rana verhalten; nur fehlt ihnen die Vereinigung zu einem Längscanal. Wie bei den Coecilien nimmt nur ein Theil der gesammten Malpighischen Körperchen (mk.) vasa efferentia auf; die übrigen (mk.') sind unipolar. Im Uebrigen besteht kein Unterschied zwischen den samenführenden und den nur Harn secernirenden Harncanälchen.

Bei Bombinator (Taf. IV, Fig. 16) finden wir sowohl die Quercanäle (q.) als auch den Längscanal (l.) des Hodennetzes ähnlich wie bei Bufo entwickelt. Auch treten aus dem etwas von dem lateralen Nierenrrande entfernten Längscanal Canäle (ve.) quer zur Niere hinüber, senken sich eine Strecke weit in dieselbe hinein, enden indessen, soweit ich an den noch nicht völlig brünstigen Thieren unterscheiden konnte, stets blind. Nur die von dem vordern Abschnitt des Längscanales entspringenden Canäle winden sich durch die Niere hindurch und ergiessen ihren Inhalt schliesslich in den das Vorderende der Niere hakenförmig umfassenden Fortsatz (lg.') des Harnleiters. Malpighische Körperchen oder auch nur ampullenartige Erweiterungen konnte ich in diesen als vasa efferentia fungirenden Canälen nicht beobachten. Ich kann daher auch über deren morphologische

---

[1]) Bidder, a. a. O. S. 23.

Bedeutung ohne Kenntniss ihrer Entwickelungsgeschichte nichts Bestimmtes aussagen.

Darf man das Verhalten des Hodennetzes der Unke auffassen als durch Reduction aus dem von Bufo entstanden, so kann man in dem Verhalten bei Discoglossus die extreme Fortbildung dieses Vorganges erblicken. Das Hodennetz besteht aus einem einzigen weiten Canale, der aus der vordern Spitze des Hodens entspringt; er communicirt in keiner Weise mit der Niere, sondern schlägt sich über deren Vorderende an den Harnleiter, als dessen unmittelbare Fortsetzung er erscheint.

Die Trennung der Samen- und Harnwege, die bei Bufo noch nicht besteht, ist also bei Rana, Bombinator und Discoglossus in verschiedener Weise und in verschieden hohem Grade durchgeführt. Platymantis vitianus, von dem ich ein brünstiges Männchen untersuchen konnte, scheint sich wesentlich an Rana anzuschliessen, nur liegt der Längscanal des Hodennetzes an der ventralen Nierenfläche. In allen diesen Fällen erfolgt die Vereinigung der beiden Producte indessen spätestens im Harnleiter. Noch viel weiter geht die Trennung aber bei Alytes (Taf. IV, Fig. 14 und 15). Die hier aus dem Hoden hervorgehenden Canäle bilden ein schmales Hodennetz (Fig. 15, hn.), das die Niere kreuzt, ohne sich mit ihr zu verbinden, und in einen Canal (mg.) einmündet, der in etwa 1 mm. Entfernung vom lateralen Nierenrande hinzieht. Derselbe verlängert sich nach vorn gegen die Lungenwurzel zu in einen feinen (Fig. 14 mg.'), an seiner Spitze blind geschlossenen Gang. In der Nähe des Hinterendes der Niere geht von seiner lateralen Wand eine nach vorn gegerichtete längliche Tasche (sb.) aus, die als Samenblase fungirt. Dieser Canal verhält sich in jeder Beziehung wie der Müllersche Gang: er nimmt nicht die Sammelröhren der Niere auf, sondern diese münden in einen am lateralen Nierenende liegenden zweiten Canal, der sich verhält wie bei den übrigen Anuren der Leydigsche Gang. Beide Gänge vereinigen sich erst kurz vor der Kloake. Es sind für diese Beobachtung, so lange die Entwickelungsgeschichte unbekannt ist, zwei Deutungen möglich. Entweder ist der Müllersche Gang des Männchens degenerirt und es hat eine sonst nicht vorkommende Spaltung des Leydigschen Ganges in zwei nur an ihrem Ende verbundene Canäle stattgefunden; oder aber es ist in der That der Müllersche Gang hier mit dem Hodennetz in Verbindung getreten und fungirt als Samenleiter, während der Leydigsche Gang ausschliesslich die Function des Harnleiters übernommen hat. In den morphologischen Befunden sehe ich keinen Grund, die letztere Deutung für unrichtig zu halten.

Da die genetischen Beziehungen des Hodennetzes der Anuren noch unbekannt sind, so sind einstweilen die Bezeichnungen „Längscanal, Quer-

canäle und vasa efferentia“ nicht als Ausdruck der morphologischen Uebereinstimmung mit den gleichnamigen Canälen des Hodennetzes der Urodelen und Coecilien aufzufassen; ja nicht einmal innerhalb der Anurenordnung selbst ist eine sichere Vergleichung der einzelnen Theile möglich, da die Uebergänge, welche bei den wenigen zur Untersuchung geeigneten Formen beobachtet sind, nicht genügen, um auf rein vergleichend-anatomischer Basis ein Urtheil über die Homologien zu fällen.

Die wichtigsten Ergebnisse der geschilderten Untersuchungen können wir in folgendem Resumé kurz zusammenstellen.

Die Anurenniere setzt sich aus einer grossen Anzahl von Harncanälchen zusammen, deren jedes mit einem Malpighischen Körperchen beginnt und die vier typischen durch ihre Epithelien charakterisirten Abschnitte besitzt. Stets vereinigen sich mehrere zu Sammelröhren, welche in den Harnleiter einmünden.

Die in grosser Anzahl vorhandenen Nephrostomen verbinden sich nicht mit dem Hals der Malpighischen Körperchen, sondern vermuthlich immer mit dem vierten Abschnitt eines Harncanälchens.

Ueber das Verhältniss der Nierensegmente zu den Körpersegmenten gab die anatomische Untersuchung keinen Aufschluss.

Als Ausführungsgang der Niere fungirt im weiblichen Geschlecht immer der Leydigsche Gang; ebenso bei manchen im männlichen, während bei den übrigen nicht zu unterscheiden war, ob der Harnleiter ein Stück des ungetheilten Urnierenganges oder auch hier der Leydigsche Gang sei.

Als Eileiter dienten die Müllerschen Gänge. Sie beginnen an den Lungenwurzeln mit trichterförmigen Ostien.

Beim Männchen erlangt der Müllersche Gang eine hervorragende Entwickelung bei Bufo; bei andern Gattungen (Bombinator, Rana etc.) erhält er sich in grösserer oder geringerer Ausdehnung.

Eine Verbindung der Harnleiter mit den Eileitern konnte in keinem Falle beobachtet werden.

Die Ovarien sind paarige, in Bauchfellfalten frei in der Leibeshöhle aufgehängte Säcke, welche durch Scheidewände in eine grössere oder geringere Anzahl isolirter und vollkommen gegen einander und nach aussen abgeschlossener Säcke zerfallen sind.

Als Ausführungsgang für den Samen fungirt der Harnleiter, mit Ausnahme von Alytes obstetricans, wo ein seiner Lagerung nach als Müllerscher Gang erscheinender Canal das Hodennetz aufnimmt.

Erweiterungen des Harnleiters dienen als Samenreservoire; bei Alytes ist die Samentasche ein Theil des besondern Samenleiters.

Die Fettkörper sind am Vorderende der Geschlechtsdrüse angebracht.

Die Hoden verhalten sich hinsichtlich ihrer Lage und Befestigung wie die Eierstöcke. Im Innern derselben ist ein intratesticuläres Hodennetz in verschiedenem Masse entwickelt. Für die Homologisirung der Canäle des extratesticulären Hodennetzes, durch welche die Verbindung des Hodens mit dem Harnleiter vermittelt wird, ergab die anatomische Untersuchung keine genügenden Anhaltspunkte. Ein Zusammenhang mit Malpighischen Körperchen konnte nur bei Bufo nachgewiesen, indessen bei Rana, Discoglossus, Alytes und Bombinator bestimmt geleugnet werden.

Bei Bufo findet sich zwischen der eigentlichen Geschlechtsdrüse und dem Fettkörper in beiden Geschlechtern ein Gebilde, das als „Biddersches Organ", von Wittich als „rudimentäres Ovarium" bezeichnet wurde. Es dient möglicher Weise als Zuwachsorgan für Hoden und Eierstock.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Das Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum ♂. $^2/_3$.
a. After; cl. Kloake; f. Fettkörper; h. Hoden; hb. Harnblase; mg. Müllerscher Gang; mg.', Drüsenabschnitt desselben; n. Niere.

Fig. 2. Das Urogenitalsystem von Epicrium glutinosum ♀. $^2/_3$.
a., cl., f., hb., mg., n. wie in Fig. 1. hb.' hinterer Zipfel der Harnblase; lg. Leydigscher Gang; o. Ovarium; o. t. Ostium Tubae.

Fig. 3. Flächenansicht eines Nierensegmentes eines erwachsenen Epicrium glutinosum ♂. $^{35}/_1$.
mk. Malpighische Körperchen; tr. secundäre Nephrostomen.

Fig. 4. Primäres Nephrostom (Segmentaltrichter) nebst dem dazugehörigen Malpighischen Körperchen aus dem auf embryonaler Stufe zurückgebliebenen Vorderende der Niere von Epicrium glutinosum ♂. $^{100}/_1$.
mk. Malpighisches Körperchen mit seinem Glomerulus gl; h. Hals des Ersteren; tr. Segmentaltrichter, dessen Stiel sich mit h. vereinigt; c. gemeinsame Fortsetzung Beider.

Fig. 5. Ein Nephrostom von Epicrium glutinosum ♂, von der Fläche aus gesehen. $^{100}/_1$.

Fig. 6. Aus einem Querschnitt der Niere von Siphonops annulatus ♂. $^{265}/_1$.
tr. Querschnitt eines Nephrostoms; c. Stück eines tangential getroffenen Harncanälchens (Abschnitt 2).

Fig. 7. Ein Segment aus der Niere einer Larve von Siphonops sp. $^{50}/_1$.
mk. Malpighisches Körperchen; tr. Segmentaltrichter; 1. 2. 3. 4, erster bis vierter Abschnitt des Harncanälchens; mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang.

Fig. 8. Vorderende der Niere von Siphonops mexicanus mit langgestielten Segmentaltrichtern. $^{25}/_1$.
tr. Segmentaltrichter; lg. Leydigscher Gang aus jedem Nierensegment ein Sammelrohr aufnehmend; mg. Müllerscher Gang.

Fig. 9. Zwei Segmente aus dem Nebenhodenabschnitt der Niere von Epicrium glutinosum ♂, $^{10}/_1$.
mk. primäre Malpighische Körperchen mit ihrem primären Nephrostom tr.; die secundären Malpighischen Körperchen sind nur in ihren Glomerulis als dunkle Punkte angedeutet, die secundären Nephrostome nicht gezeichnet; ve. vasa efferentia; l. Längscanal; q. Quercanal des Hodennetzes.

Fig. 10. Rudimentäres Hodennetz von Coecilia rostrata ♀. $^5/_1$.
mk., v. e., l., q. wie in Fig. 9; l.' Anlage eines neuen Stückes des Längscanales durch Sprossung vom vas efferens. Die Quercanäle q. erreichen den Eierstock nicht, sondern endigen blindgeschlossen; mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang.

Fig. 11. Flächenansicht vom Eierstock einer 130 mm. langen Coecilia rostrata ♀. $^{25}/_1$.
ov. Eier; u. Ureierplatten.

Fig. 12. Flächenansicht einer Ureierplatte aus demselben Eierstock. $^{265}/_1$.
Bei * schimmert ein ausgebildetes Ei durch.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Ureierplatte desselben Eierstockes. $^{265}/_1$.
up. Ureierplatte; lu. Hohlraum des Ovariums; m. Mesenterium des Fettkörpers.

Fig. 14. Querschnitt durch ein ausgebildetes Ei aus demselben Eierstock. $^{130}/_1$.
ov. Ei, von einem plattzelligen Follikel fo. umschlossen; lu. Hohlraum des Eierstockes.

Fig. 15. Quersschnitt durch den Eileiter von Epicrium glutinosum. $^{45}/_1$.

Fig. 16. Querschnitt durch den Drüsenabschnitt des Müllerschen Ganges von Siphonops annulatus ♂. $^{100}/_1$.
dr. Drüsen.

Fig. 17. Querschnitt durch den Drüsenabschnitt des Müllerschen Ganges von Siphonops thomensis ♂. $^{45}/_1$.
Fig. 17a. Ein Sector aus demselben bei 100facher Vergrösserung.

Fig. 18. Querschnitt aus dem Drüsenabschnitt des Müllerschen Ganges von Rhinatrema bivittata ♂. $^{45}/_1$.
Fig. 18a. Ein Drüsenschlauch aus demselben bei 100facher Vergrösserung.

Fig. 19. Aus einem Längsschnitt vom Grunde eines Drüsenschlauches aus dem Drüsenabschnitt des Müllerschen Ganges von Epicrium glutinosum ♂. $^{265}/_1$.
k. Kerne der Drüsenzellen; k.' zwischen die Drüsenkerne eingekeilte Spindelkerne.

Fig. 20. Aus einem Längsschnitt vom Drüsenabschnitt des linken Müllerschen Ganges von Coecilia lumbricoides ♂. $^{100}/_1$.
ep. Einfaches Pflasterepithel des Lumens; k. runde Kerne der Drüsenzellen; k.' zwischen die Drüsenzellen eingekeilte Spindelkerne.

Tafel II.

Fig. 21. Müllersches Knäuel von einer 65 mm. langen Coecilia rostrata ♂. $^{265}/_1$.
tr. vier trichterförmige Oeffnungen.

Fig. 22. Rudiment des linken Müllerschen Knäuels von einem erwachsenen Siphonops mexicanus ♂. $^{12}/_1$.
n. Niere; mg. Müllerscher Gang; mk. Müllersches Knäuel.

Fig. 23. Zwei Hodenmassen einer 95 mm. langen Coecilia rostrata ♂. $^{20}/_1$.
k. Hodenkapseln; s. Sammelgang.

Fig. 24. Querschnitt durch eine Hodenmasse von Epicrium glutinosum ♂. $^{22}/_1$.
Bezeichnung wie in Fig. 23.

Fig. 25. Längsschnitt durch eine Hodenmasse einer 180 mm. langen Coecilia rostrata ♂. $^{22}/_1$.
Bezeichnung wie in Fig. 23.

Fig. 26. Querschnitt durch eine Hodenkapsel von Epicrium glutinosum ♂. $^{100}/_1$.
s. Sammelgang; vk. kelchförmige Ausbreitung der Vorkeimzone; vk.' Vorkeimkerne der Randschicht; sb.[1] — sb.[5] verschiedene Stadien der Samenbildungszellen; sb.[6] reife Spermatozoen; zb.[7] Zellballen, in dem die Zellkerne die eigenthümlichen Theilungsbilder zeigen.

Fig. 27. Erstes Stadium der Samenbildungszellen von Epicrium glutinosum ♂. (Fig. 26 sb.[1]). $^{410}/_1$.

Fig. 28. Drittes Stadium derselben, ebendaher. (Fig. 26 sb.[3]). $^{410}/_1$.

Fig. 29. Beginnende Streckung der Kerne derselben. $^{410}/_1$.

Fig. 30. Stäbchenförmige Samenbildungszellen, ebendaher. $^{410}/_1$. (Fig. 26 sb.[4]).

Fig. 31. Weiteres Entwicklungsstadium, ebendaher; gerichtete Stäbchenzellen. (Fig. 26 sb.[5]). $^{410}/_1$.

Fig. 32. Reife Spermatozoen aus dem Hoden von Siphonops indistinctus. $^{410}/_1$.

Fig. 33. Kerntheilungsbilder aus dem Hoden von Epicrium glutinosum. $^{410}/_1$.

Fig. 34. Mehrkernige Samenbildungszellen aus dem Hoden von Coecilia lumbricoides. $^{410}/_1$.

Fig. 35. Drei Vorkeime aus dem Hoden einer 95 mm. langen Coecilia rostrata ♂. $^{410}/_1$.
Der Kern der mittleren Zelle ist in radiär geordnete Stäbchen zerfallen.

Fig. 36. Aus einem Querschnitt vom Hoden desselben Thieres. $^{100}/_1$.
s. Querdurchschnittener Sammelgang; vk. Vorkeime; sb. Samenbildungszellen.

Fig. 37. Kelchförmige Ausbreitung der Vorkeime um die Mündung des Sammelganges; aus dem Hoden von Epicrium glutinosum. $^{265}/_1$.
vk. Vorkeime. In dem Lumen liegen einige in der Auswanderung begriffene Spermatozoen.

Fig. 38. Mündung eines Astes des Sammelganges in eine Hodenkapsel, von Coecilia rostrata. $^{265}/_1$.
vk. Zu Vorkeimen umgewandelte Zellen des Epithels des Sammelganges.

Fig. 39. Optischer Längsschnitt durch eine Anschwellung der Hodenanlage einer 65 mm. langen Coecilia rostrata. $^{265}/_1$.

Fig. 40. Querschnitt durch eine Anschwellung der jungen Hodenanlage desselben Thieres. $^{265}/_1$.

Fig. 41 und 42. Querschnitt durch die strangförmige Verbindung zweier Anschwellungen aus der Hodenanlage desselben Thieres. $^{265}/_1$.
vk. Vorkeim.

Fig. 43. Rechter Hode von Siphonops mexicanus ♂. $^{1}/_1$.

Fig. 44. Kloake und Begattungsorgane von Epicrium glutinosum ♂. $^{1}/_1$.
Die ventrale Seite der Kloake cl. ist median aufgeschnitten. Man sieht in derselben die paarigen Papillen pa. und die beiden Hälften der median durchschnittenen unpaaren Papille pa.'; p. rechter Penisblindsack; m. r. cl. musculus retractor cloacae; m. r. p. rechter musculus retractor penis; mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang, n. Niere; hb. Harnblase; r. Rectum; a. After.

Fig. 45. Kloake und Begattungsorgane von Rhinatrema bivittata ♂. $^{1}/_1$.
Bezeichnung wie in Fig. 44. Es sind zwei Paar Papillen (pa.) vorhanden.

Fig. 46. Kloake und Begattungsorgane von Siphonops thomensis. $^{1}/_1$.
Bezeichnung wie in Fig. 44.

Fig. 47. Kloake und Begattungsorgane von Siphonops annulatus ♂. $^{1}/_1$.
Bezeichnung wie in Fig. 44.

Tafel III.

Fig. 1. Geschlechtsabschnitt der Niere von Spelerpes variegatus ♂. $^{12}/_{1}$.
mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang; mk. Malpighische Körperchen; tr. Nephrostomen; ve. vasa efferentia.

Fig. 2. Schema des Urogenitalsystems eines männlichen Urodelen unter Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus.
h. Hode; n. Beckenniere (die Kreise mit einem Punkte in der Mitte ⊙ stellen die Nephrostomen dar); gn. Geschlechtsniere; mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang; up. Urogenitalpapille.

Fig. 3. Schema des Urogenitalsystems eines weiblichen Urodelen unter Zugrundelegung eines Präparates von Triton taeniatus.
ov. Ovarium; n., gn., mg. und lg. wie in Fig. 2. Die Nephrostomen sind in der Beckenniere durch Kreise mit einem Punkte in der Mitte ⊙, in der Geschlechtsniere durch kleine Fähnchen angedeutet.

Fig. 4. Hinterer Abschnitt der Niere von Amphiuma means ♀. $^{1}/_{1}$.
n. Beckenniere, gn. Geschlechtsniere; mg. Müllerscher Gang; mg.' Mündung desselben; hb. Harnblase; hb.' Mündung derselben in die Kloake cl.; r. Rectum.

Fig. 5. Hinterer Abschnitt der Niere von Batrachoseps attenuatus ♂. $^{2}/_{1}$.
n. Beckenniere; sr. Sammelröhren derselben; gn. Geschlechtsniere; lg. Leydigscher Gang; up. Urogenitalpapille.

Fig. 6. Schematischer Querschnitt durch die Beckenniere eines Salamandriden.
n. Nieren; tr. Nephrostomen; p. Peritoneum; m. Musculatur; w. Wirbel.

Fig. 7. Schematischer Querschnitt durch die Beckenniere eines Ichthyoden.
Bezeichnung wie in Fig. 6.

Fig. 8. Flächenschnitt von der Beckenniere eines Axolotl ♂. $^{15}/_{1}$.
tr. Nephrostomen; tr.' zwei Nephrostomen, deren Stiele sich vereinigen; mk. Malpighische Körperchen.

Fig. 9. Degenerirendes Nephrostom aus der Geschlechtsniere von Salamandra maculosa. $^{100}/_{1}$.
mk. Malpighisches Körperchen; mk.' Hals; tr. Rest der Trichterscheibe; trg. an seinem Ende obliterirender Trichterstiel; ve. vas efferens.

Fig. 10. Nephrostom und Malpighisches Körperchen aus der Geschlechtsniere von Chioglossa lusitanica ♀. $^{100}/_{1}$.
tr. Trichterscheibe; trg. Trichterstiel; mk. Malpighisches Körperchen; mk.' Hals.

Fig. 11. Nephrostom und Malpighisches Körperchen aus der Geschlechtsniere von Proteus anguinus ♀. $^{50}/_{1}$.
tr. Nephrostom; mk., mk.' und trg. wie in Fig. 10; 2. zweiter Abschnitt des Harncanälchens.

Fig. 12. Malpighisches Körperchen, rudimentäres Nephrostom und vas deferens aus der Geschlechtsniere von Siren lacertina ♀. $^{50}/_{1}$.
Bezeichnung wie in Fig. 9.

Fig. 13. Querschnitt durch ein Nephrostom aus der Beckenniere von Spelerpes variegatus ♀. $^{100}/_{1}$.
tr. Eingang des Nephrostoms.

Fig. 14. Geschlechtsabschnitt der Niere von Triton taeniatus ♂. $^{10}/_1$.
hq. Quercanäle; hl. Längscanal des Hodennetzes; ve. vasa efferentia in Malpighische Körperchen eintretend; sr. Sammelröhren; sr.[1] Sammelrohr des ersten Nierenknäuels; lg. Leydigscher Gang.

Fig. 15. Vorderende der Niere von Proteus anguinus ♂ mit dem Hodennetz und der Spitze des Hodens. $^{8}/_1$.
h. Hode; hq. Quercanäle; hl. Längscanal des Hodennetzes; ve. vasa efferentia, in Malpighische Körperchen eintretend; ve.' obliterirende vasa efferentia; lg. Leydigscher Gang; mg. Müllerscher Gang.

Fig. 16. Ostia abdominalia der männlichen Tuben von Siredon pisciformis ♂. $^{1}/_1$.
n. Nieren; mg. Müllerscher Gang; ot. Ostium tubae; oe. Oosophagus; l. Lunge.

Fig. 17. Mündung der Ei- und Harnleiter in die Kloake von Siredon pisciformis ♀. $^{1}/_1$.
mg. Eileiter; mgp. Eileiterpapille; lg.' Mündung des Harnleiters.

Fig. 18. Querschnitt durch die Kloake von Desmognathus fuscus ♀ mit der Mündung des linken Ei- und Harnleiters. $^{45}/_1$.
mg. Eileiter; mg.' Mündung desselben; lg. Harnleiter; lg.' Mündung desselben; cl. Kloake; hb. Harnblase; n. Nieren.

Fig. 19. Querschnitt durch den lateralen Nierenrand von Proteus anguinus ♂. $^{45}/_1$.
mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang, in des ein Sammelrohr nr. einmündet.

Tafel IV.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Ovarialei von Spelerpes variegatus. $^{45}/_1$.
ov. Ei; k. Keimblässchen; fo. Follikel.

Fig. 2. Querschnitt durch den Hoden von Batrachoseps attenuatus. $^{10}/_1$.
s. Sammelgang; a. den Sammelgang radiär umstehende Hodenkapseln.

Fig. 3. Querschnitt durch den Hoden von Menobranchus lateralis. $^{8}/_1$.
s. Sammelgang; a. schlauchförmige Hodenkapseln.

Fig. 4. Flächenansicht der Niere von Discoglossus pictus ♂. $^{8}/_1$.
Man sieht auf der Oberfläche zahlreiche Nephrostomen. lg. Harnleiter; lg.' Erweiterung desselben zur Samenblase; mg. Müllerscher Gang; nb. Nebenniere.

Fig. 5. Flächenansicht der Niere von Rana temporaria ♂. $^{8}/_1$.
Man sieht zahlreiche Nephrostomen, die längs der Gefässe durch Verschmelzung mehrerer bedeutende Grösse erreicht haben. lg. Harnleiter; nb. Nebenniere.

Fig. 6. Nephrostom mit zwei sich wieder vereinigenden Stielen aus der Niere von Bombinator igneus. $^{50}/_1$.

Fig. 7. Nephrostom mit zwei Stielen aus der Niere von Bombinator igneus. $^{50}/_1$.

Fig. 8. Dorsale Kloakenwand mit den Mündungen der Eileiter (mg.') und Harnleiter (lg'.) von Rana esculenta.

Fig. 9. Desgl. von Pelobates fuscus.

Fig. 10 a, b., c. Verschiedenes Verhalten der Harn- und Eileiter von Bombinator igneus.
mg. Eileiter; lg. Harnleiter.

Fig. 11. Aus einem Querschnitt einer Niere von Rana temporaria, die vom Hoden aus mit Sperma injicirt ist. $^{100}/_{1}$.
l. Querschnitt des Längscanales des Hodennetzes; a. ampullenartige Erweiterung des abführenden Sammelrohres s., das bei s.' den vierten Abschnitt eines Harncanälchens aufnimmt.

Fig. 12. Aus einem Querschnitt einer Niere von Bufo cinereus ♂. $^{100}/_{1}$.
mk. ein mit Sperma erfülltes Malpigisches Körperchen; ve. zuführender Canal des Hodennetzes; h. Hals und Anfang des zweiten Canalabschnittes.

Fig. 13. Dorsale Ansicht des medialen Nierenrandes von Rana temporaria ♂ mit dem von Sperma erfüllten Hodennetz. $^{5}/_{1}$.
q. Quercanäle des Hodennetzes; l. Längscanal desselben, an den sich die abführenden Canäle s. ansetzen.

Fig. 14. Linke Niere und Hode von Alytes obstetricans. $^{2}/_{1}$.
n. Niere; mg. Müllerscher Gang; lg. Leydigscher Gang; sb. Samenblase; h. Hode; f. Fettkörper.

Fig. 15. Das Hodennetz von Alytes obstetricans.
mg. Müllerscher Gang, als vas deferens fungirend; n. Niere, nb. Nebenniere; h. Hode; f. Fettkörper.

Fig. 16. Hode und vorderes Nierenende von Bombinator igneus. Schematisch.
q. Quercanäle; l. Längscanal des Hodennetzes; ve. von demselben zur Niere ziehende blind geschlossene Sprossen; lg.' hakenförmiger Fortsatz des Harnsamenleiters; lg.'' vordere Verlängerung des Letzteren; mg. Rudiment der männlichen Tube; h. Hode; f. Fettkörper.

Fig. 17. Hode und vorderes Nierende von Bufo cinereus. Schematisch.
q. Quercanäle des Hodennetzes; l. Längscanal desselben, von dem zahlreiche Canäle ve.[1] quer über die ventrale Nierenfläche ziehen und zu einer Anzahl von Malpighischen Körperchen, mk., Verbindungsäste entsenden. Die so mit dem Hodennetz verbundenen Malpighischen Körperchen füllen sich mit Sperma. Die von ihnen entspringenden Harncanälchen münden wie die übrigen in die vom Harnleiter lg. aus quer durch die Niere ziehenden Sammelröhren s. h. Hode; ov. rudimentäres Ovarium; f. Fettkörper; mk.' Malpigische Körperchen, welche nicht mit dem Hodennetz verbunden sind.

Fig. 19. Mündung der gemeinsamen Fortsetzung (tr.[1]) zweier Trichterstiele (tr.) in den vierten Abschnitt, 4., eines Harncanälchens, von Bufo cinereus ♂. $^{265}/_{1}$.

Durch ein Versehen des Lithographen ist die Streifung der Stäbchenzellen in Letzterem fortgelassen.

(Gedruckt am 24. Juni 1876).

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere.

III. Strobilation und Segmentation.

Ein Versuch zur Feststellung specieller Homologien zwischen Vertebraten, Anneliden und Arthropoden.

Von C. SEMPER.

I. Abschnitt. Geschichtlich-Kritisches.

§. 1. Die Geoffroy'sche Theorie der Verwandtschaft der Wirbelthiere und Gliederthiere.

Im dritten Jahrzehent unseres Jahrhunderts fand in den Sitzungen der Pariser Academie eine Discussion statt, welche trotz des Aufsehens, das sie erregte, und ungeachtet des allgemeinen theoretischen Interesses, das sie damals für die Zoologie bot, ohne irgend welchen dauernden Einfluss auf die Entwickelung dieser Wissenschaft blieb. In dem Streit über die Frage: ob sich die Wirbelthiere den Gliederthieren direct vergleichen liessen d. h. ob — wie man jetzt sagt — gewisse Glieder ihres Körpers homolog seien oder nicht, fiel die Entscheidung zu Ungunsten Geoffroy St. Hilaires', welcher gegen die Cuvier'sche Schule den Satz aufgestellt und verfochten hatte, es seien in der That Wirbelthiere und Gliederthiere in solchem Sinne miteinander vergleichbar.

Die Geoffroy'sche Ansicht blieb seit jener Niederlage ganz oder fast ganz unbeachtet; hin und wieder nur, so z. B. von Gegenbaur, wird sie als Curiosum erwähnt; Leydig allein scheint sie beachtet und auf ihr weitergebaut zu haben. Aber auch ihm gelang es nicht, sie zur Geltung zu bringen.

Es ist das in der That nicht zu verwundern. Man kann einen guten Gedanken haben, aber in dem Bestreben, ihn durch schlechte oder unge-

nügende Beweismittel zu stützen, geht jener häufig auch mit der Beweisführung zu Grunde. Dass dies der Fall gewesen sei mit der Geoffroy'schen Hypothese, ist nicht schwer zu erweisen; indessen ist dazu eine eingehendere Erörterung des ganzen Streites nöthig.

Es ist dabei vor Allem in den älteren Schriften nach den zwei Hauptpuncten zu suchen: was denn eigentlich die zu beweisende These und welcher Art die bei der Beweisführung benutzten Beweismittel gewesen seien.

An der fast ausschlieslich unter Franzosen geführten Discussion betheiligten sich folgende Naturforscher: Geoffroy St. Hilaire, Lamarck, Latreille, M. Serres, ein Anonymus in den Annales des Sciences und Blainville.

Wie fast immer in solchem rein theoretischen Streit mischten sich mehrere verschiedene Auffassungen durcheinander; der Einzelne nahm von seinem besonderen Standpunkt aus Stellung zu der aufgeworfenen Frage und veränderte diese je nach seiner Auffassung. Es ist daher geboten, rein geschichtlich zu verfahren, wenn anders man auf diese (bewusste oder unbewusste) These kommen und zu den Mitteln gelangen will, um die damals versuchte Beweisführung kritisiren zu können.

Ursprünglich hatte Geoffroy St. Hilaire behauptet, dass die vielfüssigen Insecten eine Wirbelsäule und echte Rippen besässen. Er leitet seinen zweiten (Ann. gén. d. sc. phys. 1820 p. 96—133) Bericht über den von ihm hierüber in einer Sitzung der Pariser Academie gehaltenen Vortrag durch eine echt französische Wendung ein: er lässt sich, im Begriff jenen Vortrag zu halten, von einem guten Freunde darüber zur Rede stellen, warum er seine These — dass die Gliederthiere Wirbel und Rippen besässen — erst noch zu beweisen gedenke. Denn kein Physiologe habe bis dahin daran gezweifelt, dass dem in der That so sei. Gleich darnach führt er diese Anschauung der Physiologen auf Willis zurück, dessen auf den Krebs bezüglicher Ausspruch „Quoad membra et partes motrices, non ossa teguntur carnibus, sed carnes ossibus" ihm das Merkmal zur Unterscheidung der beiden Wirbelthierclassen geben soll. Diese beiden aber konnten nach der ganzen Beweisführung Geoffroy's nur Wirbelthiere und Gliederthiere sein.

Bei solcher Zusammenstellung scheinbar heterogenster Thiere war offenbar der allgemein leitende — wenn auch von Geoffroy nicht scharf ausgesprochene — Gedanke der, dass sie dann wegen ihrer Gliederung als nächstverwandte Classen zu gelten hätten. Bei dem damaligen Stande der Gewebelehre und Entwicklungsgeschichte konnte diese Ansicht kaum in anderer, als in der von Geoffroy geübten Weise vertheidigt werden: durch den Versuch, Theile auch bei den Insecten nachzuweisen, welche damals

schon als ganz besonders typisch für die höher entwickelten Wirbelthiere galten. Dies war vor Allem die Wirbelsäule mit ihren Anhängen. Eine solche Methode kann um so weniger jener Zeit zum Vorwurf gemacht werden, als sie noch in manchen Zweigen der Zoologie bis auf den heutigen Tag [1]) massgebend ist; anstatt die complicirteren, weil mehr getheilten Organisationsverhältnisse der höheren Thiere durch die einfacheren, weil zusammengefassteren der niedriger stehenden zu erklären, sucht man das, was man bei Jenen nach ganz exotherischen Gründen für typisch und massgebend hält, auch bei diesen wiederzufinden. Oder man glaubte — und glaubt auch heute noch häufig genug —, dass dasjenige Organsystem, welches uns nach unserer Meinung den Typus einer Classe, hier der Wirbelthiere, bezeichnet, auch immer in seinen Entwickelungsstadien das beste oder gar einzige Mittel zur Erkennung ihrer Verwandschaft mit einer andern Classe, hier derjenigen der Gliederthiere, abgäbe. —

Dass dies, mehr als jetzt, zu jener Zeit geschah, geht aus den damals ziemlich häufigen rein philosophirenden Erörterungen hervor, wie sie namentlich in den Sitzungen der Pariser Akademie an der Tagesordnung waren. In denselben Geiste ist auch Geoffroy's Argumentation gehalten.

In seinem ersten Artikel [2]) bemüht er sich, bei den Insecten alle die verschiedenen Abtheilungen wiederzufinden, welche die vergleichende Anatomie der Wirbelthiere als typisch für diese hingestellt hatte, und er kommt dabei (l. c. p. 174) zu dem kühnen Ausspruch, dass die drei vordersten Segmente der Insecten durch eine Trennung der Glieder des Wirbelthierschädels entstanden seien (Ainsi les trois segments antérieurs proviennent d'un démembrement du crâne des animaux vertébrés). Indessen zeigt der darauf folgende Satz, dass er dies wohl nur bildlich gemeint habe, insofern die Insecten die 3 Segmente getrennt von einander behalten hätten, welche bei den Wirbelthieren zum Schädel vereinigt worden wären. Und ganz in demselben Sinne vergleicht er das vierte Insectenglied — den jetzt sogenannten Metathorax — mit dem Thorax der Vertebraten, das

[1]) So z. B. in der Muskellehre der Wirbelthiere, der Lehre von den Sinnesorganen, der vergleichenden Histologie (glatte und willkürliche Muskelfasern, markhaltige und marklose Nervenfasern etc.) e tutti quanti! Ein Erbtheil aus jener alten, guten Zeit, zu welcher Vogt sagen konnte, dass wir Zoologen doch eigentlich nur verdorbene Mediciner seien.

[2]) G. St. Hilaire, Sur l'organisation des Insectes; sur un Squelette chez eux, dont toutes les pièces identiques entr'elles, dans les divers ordres du système entomologique, correspondent à chacun des os du squelette dans les classes supérieures.

Ann. génér. d. Sc. phys., T. 3, 1820, p. 165 (lu à l'Académie des Sciences).

Insectenabdomen — obgleich es aus mehreren Abtheilungen besteht — mit dem Abdomen und das letzte Schwanzglied mit den coccyx der Wirbelthiere.

Der Wunsch, bei den Insecten die einzelnen Segmente der Wirbelthierkörper wiederzufinden, treibt ihn in seinem zweiten [1]) Aufsatz noch viel weiter. In der Erinnerung an den oben citirten Ausspruch von Willis, dass bei den Krebsen das Fleisch von den Knochen bedeckt sei, nicht aber wie bei den Wirbelthieren die Knochen umgäbe, sucht er hier darzuthun, dass in der That bei den Insecten (Gliederthieren) die Eingeweide innerhalb der Wirbelsäule lägen. Für unsere Zeit ist dieser Gedanke etwas schwer verständlich; wir brauchen ihm trotzdem nicht sonderlich weit nachzugehen. Die Abschnitte eines Insectenringes zusammengenommen vergleicht er dem hohlen Wirbelkörper eines Fisches, der ausser dem Nervensystem auch noch sämmtliche Eingeweide in sich aufgenommen habe; die gesonderten, von ihm mit schwerfälligen Namen (cycléal, paraal, cataal etc.) belegten Abtheilungen jedes Gliedes der Wirbelsäule der Vertebraten findet er auch bei den Gliederthieren wieder, die ganze Wirbelsäule der letzteren aber dabei um 90° gedreht [2]): sodass in Bezug auf die Skelettheile der Flusskrebs nach ihm auf der Seite (des Wirbelthieres) krieche. Gleichzeitig aber mit dieser Drehung um 90° sollten die Eingeweide, speciell das Nervensystem, sich um 180° gedreht haben, indess das Bauchmarck der Gliederthiere dem Rückenmark der Wirbelthiere direct gleich zu stellen sei. Er weist, um diese wunderliche Auffassung annehmbar zu machen, auf die Verschiebung in der Lagerung der Organe bei den Pleuronectiden hin.

Dass auch damals schon trotz der dunklen Nacht, welche zu Cuviers Zeit noch die Entwickelungsverhältnisse namentlich der niederen Thiere verhüllte, diese Anschauungen nur ungläubiges Lächeln und Widerspruch erregen, ja selbst wohl das vornehme Herabschauen Cuviers rechtfertigen konnten, der sich mit keinem Worte an der eigentlichen Discussion betheiligte; dass Geoffroys Ansicht unterliegen musste, liegt auf der Hand. Denn das, was seine Stärke gegenüber Cuvier bedingte, die intuitive Erkenntniss allgemeiner Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Wirbelthieren und Wirbellosen, konnte bei solcher Art der Beweisführung nur an Kraft verlieren; und je mehr er im Einzelnen seine naturphilosophischen Anschauungen zu begründen versuchte, um so gewichtigere Argumente musste er selbst seinen Gegnern in die Hand liefern. Und indem Diese nachwiesen,

---

[1]) G. St. Hilaire, Sur une colonne vertébrale et ses côtes dans les insectes apiropodes. Ann. génér. d. phys. etc. T. 4. 1820, p. 96 fg.

[2]) Bericht von Cuvier (Mémoires de l'Académie 1822) „dans la manière de voir de Geoffroy St. Hilaire l'écrevisse, en ce qui concerne ses viscères, marche sur le dos et en ce qui concerne son squelette, sur le côté.“ (l. c. p. 367).

dass alle seine Folgerungen auf dem Boden specieller Fachkenntniss nur zu Absurditäten führten und führen könnten, gaben sie scheinbar zugleich auch den Beweis, dass sein allgemeiner, leitender Gedanke ein unrichtiger gewesen sei.

Es pflegt das gewöhnlich so zu gehen; ein Sprichwort nennt dies: das Kind mit dem Bade ausschütten. Wir haben in unserer Zeit auch eine Parallele hierfür. Darwins genialen Gedanken glauben Manche damit widerlegen zu können, dass sie nachweisen, er selbst habe hier eine falsche Consequenz gezogen, dort eine verkehrte Ansicht als Beweismittel für seine Anschauung benutzt oder noch nicht alle Fragen beantwortet. Warum soll ein Mann, der wie Darwin eine solche Fülle schöpferischer Gedanken gehabt, nicht auch einmal das Recht haben, sich nach Art von uns Andern, nach der Weise gewöhnlicher Menschenkinder in seinen Schlussfolgerungen zu verirren oder auf müssige Fragen zu antworten: dass weiss ich nicht? Zum Glück haben wir heutiges Tages keinen Cuvier, der hoch vom Throne herab Darwins allgemeinen Gedanken zu entkräften vermöchte; eher fast möchte das Gegentheil zu befürchten sein: dass eine Anschauung jetzt dogmatisirt werden könnte, welche in den zwanziger Jahren durch die Macht Cuvierscher Dogmen einfach in den Papierkorb geworfen wurde.

Zu Geoffroy's Zeiten freilich lebte dieser Mann, dessen Machtspruch sich wenigstens die französische Gelehrtenwelt — und das hiess damals beinahe Alles — gläubig beugte. Latreille zum Theil, Lamarck und Blainville widersprachen Geoffroy ganz offen, da sie ganz richtig in den Oberhautbildungen des Insectenpanzers keine Wirbelsäule zu erkennen vermochten; Cuvier selbst machte als Secretair der Akademie in mehrfachen Berichten immer nur darauf aufmerksam, dass sich Geoffroy nach wie vor anstrenge, Argumente für das herbeizuschleppen, was er die „unité de composition du règne animal" nenne [1]. Niemand wird läugnen wollen, dass Cuvier von seinem besonderen Standpunkte aus völlig Recht hatte, (obgleich er früher wohl auch anderen Ansichten gehuldigt haben mochte), seine Meinung anzudeuten, Geoffroy habe in seiner Argumentation die „Einheit des Baues der Thiere" nicht „greifbar" (palpable s. Anm. 1) gemacht. Aber die Meinung selbst brauchte darum noch durchaus nicht falsch zu

[1]) Cuvier in Mémoires de l'Académie Vol. 7. Analyse des travaux etc. 1824 p. CLVIII. „Nous avons déjà entretenu bien des fois nos lecteurs des efforts constants auxquels s'est livré et se livre encore M. Geoffroy St. Hilaire, dans la vue de démontrer et de rendre en quelque sorte palpable ce qu'il nomme l'unité de composition du règne animal, et surtout l'unité de sa charpente osseuse, c'est-à-dire du squélette".

sein, weil sie nach damals herrschender Methode und Anschauung nicht greifbar war.

Zum Glück stehen wir jetzt auf einem hinreichend vorbereiteten Boden, um Werth und wahre Bedeutung des Geoffroy'schen Gedankens besser erfassen und die Beweisführung von dem Beweisthema trennen zu können.

Sämmtliche auf Gliederthiere und Wirbelthiere in allgemeiner Weise Bezug nehmende Arbeiten Geoffroys sind nur — sagen wir gleich, durchaus falsche — Consequenzen einer principiellen Auffassung, die er früher schon in seinem Werke „Philosophie anatomique“ weitläufig begründet und durchgeführt hatte. Die Entstehung derselben zu untersuchen, ist hier überflüssig; ich brauche daher auch nicht auf jenes Werk selbst einzugehen, da er uns in späteren Arbeiten seine allgemeinen Anschauungen in zwei nicht misszuverstehenden Sätzen hingestellt hat. In seinem auch heute noch lesenswerthen Aufsatz über „einige Fundamentalregeln der Naturphilosophie“ [1]) betont er als wichtigstes Ergebniss seines Nachdenkens das „Gesetz der Verbindungsweisen (principe des connexions)“ und das „Gesetz der Einheit thierischer Organisation“ (unité de composition oder auch théorie des analogues).“ Durch jenes wollte er ausdrücken, dass weder

---

[1]) G. St. Hilaire, Sur quelques règles fondamentales en Philosophie naturelle. Ann. génér. d. Sc. phys. Vol. 3. 1820 p. 263 sqq. „La forme des organes et leurs fonctions furent deux renseignements préférés. Subordonnées à ces deux premiers motifs, les connexions n'arrivaient qu'en troisième lieu, pour n'être consultées que dans des cas indispensables. Ainsi ce qui devenait la source de toutes les infinies diversités des êtres, ce qui était par conséquent variable dans son essence, je veux dire la physionomie particulière de chaque organe, était consulté de préférence à la considération dune mutuelle dépendance des parties, à ce qui n'admet ni caprices ni exceptions, enfin à la seule chose qui soit invariable.“ p. 266. Le principe des connexions au contraire nous porte sur des similitudes fondamentales: rien ne saurait ébranler les bases, dès que les organes grandissent par les développements successifs et qu'engendrés les uns par les autres, ils donnent lieu à des produits qui reviennent dans les mêmes circonstances, et qui sous ce point de vue penvent être et sont réellement comparables.“ u. weiter: „Telles sont les reflexions qui me firent voir le principe des connexions engagé dans une facheuse association. Je ne me bornai point à lui faire prendre le premier rang: je proscrivis tout-a-fait les considérations de forme et d'usage, et ne voulus pour les connexions d'autre appui que cette autre proposition de la philosophie naturelle, que tous les animaux sont faits sur un seul et même type; c'est-à-dire que je donnai pour second à ce principe, ce que j'ai appelé la théorie des analogues.“

Wahrlich, hätte dieser Mann sich auf dem Boden enger Fachkenntniss ebenso von den Schranken seiner Zeit zu befreien vermocht, wie er es von denen der Cuvierschen Typen gethan: keinen besser vorbereiteten und empfänglicheren Jünger seiner Lehre hätte Darwin zu erwarten gebraucht!

die Gestalt der Organe, noch ihre Leistungen die richtige Grundlage für allgemeine Vergleichungen geben könnten, wohl aber die Lagerungsbeziehungen derselben zu einander hierzu geeignet seien. In seinem Gesetze der Einheit thierischer Organisation aber sprach sich die Ueberzeugung aus, dass im Grunde sämmtliche Thierformen nur Variationen derselben ursprünglichen gleichartigen Anlage seien, dass es somit auch möglich sein müsse, zwischen den von der Cuvierschen Schule scharf und dogmatisch von einander gesonderten Typen die verbindenden Beziehungen aufzufinden.

Die grösste Kluft aber hatte Cuvier zwischen seine Articulata und Vertebrata gezogen, merkwürdig genug sogar gegen das instinctive Gefühl jener Zeit. In allen Arbeiten über diese Thiere sowohl der Gegner, wie der Freunde Geoffroy's und seiner eigenen spricht sich mehr oder minder deutlich die Meinung aus, dass die Gliederung beider Classen doch einen wesentlichen Charakterzug derselben bilde; Streit herrscht im Grunde nur über das absolute Mass der Kluft, welche trotzdem beide trennen solle. Es ist die alte Anschauung, welche hier, von früher her ererbt, in Geoffroy ihren für lange Zeit letzten Vertheidiger findet; eine Ansicht, die in der Benennung der Ganglienkette der Krebse als „moëlle epinière" bei den Franzosen oder „medulla spinalis" [1]) bei Willis ihren frappantesten Ausdruck hat. Serre wie Blainville, Audouin wie Latreille: sie erkennen gern und ohne Umschweife oder mit Widerstreben oder Deuteleien die grosse Analogie an, welche zwischen den Wirbelthieren und den Gliederthieren in Folge der Gliederung ihrer Körper obzuwalten scheine; alle auch fassen dies Moment als Zeichen einer Verwandtschaft auf, über deren Grad nur Streit herrschen könne: Cuvier allein als ständiger Secretair der Akademie und Berichterstatter macht sich über Geoffroy's Bemühungen lustig, die Einheit thierischer Organisation d. h. die innigen Verwandtschaftsbeziehungen aller Thiere zu beweisen.

Wir wissen jetzt freilich, dass die Geoffroy'sche Argumentation eine gänzlich verunglückte war; sein leitender Gedanke von der typischen Uebereinstimmung der gegliederten Insecten, Würmer und Wirbelthiere bleibt darum doch ein richtiger, wie sich jetzt erweisen lässt.

Ehe wir dies jedoch zu thun versuchen, muss noch gezeigt werden, warum Geoffroy und seine Zeitgenossen so wenig, wie selbst Leydig in neuester Zeit noch im Stande waren und sein konnten, die Lösung des Räthsels zu finden.

Es ist oben schon hervorgehoben worden, dass zu Ende des vorigen und Anfang dieses Jahrhunderts die ausschliesslich geübte Methode der

---

[1]) Willis, Opera omnia Tom. II. p. 11.

Vergleichung die war: bei niedriger stehenden Thieren dieselben Theile und mitunter selbst die allerspeciellsten wiederzufinden, welche man bei den höheren Thieren als typisch anzusehen sich gewöhnt hatte. Die Cuvier'schen Restaurationen und Vergleichungen der Wirbelthierknochen legen hierfür sogut Zeugniss ab, wie Geoffroy's Insectenskelett-Untersuchungen; die Hülfsmittel der Vergleichung freilich waren andere bei Beiden. Für Cuvier waren Gestalt der Theile und ihre physiologischen Beziehungen massgebend, Geoffroy suchte allein in den Lagerungsbeziehungen das richtige Hülfsmittel. Beide verirrten sich dabei. Die neuere Zeit hat die Cuvier'schen Deutungen der Schädelknochen ebensogut verurtheilt, wie die Geoffroy's von der ursprünglichen Zusammensetzung des den Wirbelthieren und Gliederthieren (nach seiner Meinung) gemeinsamen Wirbels. In der That war die damalige Opposition gegen diese letztere Anschauung entsprungen aus dem schon gefühlten morphologischen Gegensatz zwischen Epidermisbildungen — wie es die äusseren Skeletttheile der Insecten sind — und Gliedern des Mesoderms, zu welchen das Skelett der Wirbelthiere gehört. Blainville [1]) sagt ausdrücklich, dass das äussere Skelett der ersten nur eine einfache Modification der Haut, also auch nicht mit den Wirbeln zu vergleichen sei. Freilich leugnet er nun, dass es zwischen beiden Thiergruppen wirkliche Verwandtschaftsbeziehungen gäbe (de véritables analogies), obgleich er die Thatsache zahlreicher Annäherungen (de rapprochements nombreux) auch anerkennt. Blainville urtheilt also, wie Cuvier: weil Geoffroy bei den Insecten keine echten Wirbel habe nachweisen können, seien sie auch nicht mit den Wirbelthieren verwandt; auch er kann sich von der herrschenden Mode nicht befreien, als Beweis einer wahren Analogie nur den Nachweis des Vorhandenseins der für die höheren Thiere typischen Theile auch bei den niederen gelten zu lassen. Aber ist denn Geoffroy zur Entdeckung der Verwandtschaft zwischen Wirbelthieren und Gliederthieren erst durch das Auffinden der (vermeintlichen) Wirbel bei diesen gekommen? ist er nicht vielmehr diesen nachgegangen, weil er zu jener Zeit nur auf solchem Wege die praktischen Argumente für seine naturphilosophische Anschauung zu gewinnen hoffen konnte, die, wie er wähnte, die Richtigkeit dieser letzteren auch den Anhängern der dogmatisch einseitigen Schule beweisen müssten? Die Waffen, die er brauchte, waren im Grunde genommen nicht seine eigenen, und daher zweischneidig; ihre Schärfe kehrte sich naturgemäss gegen den, der sie führte.

Wie wenig der Einzelne zu Cuviers Zeiten sich aus dem allmächtigen Strome der Typentheorie und der absoluten Gegensätze zu befreien ver-

---

[1]) Blainville, Sur les animaux articulés. Journ. d. Phys. Bl. 89. S. 469.

mochte, geht aus einigen Aufsätzen hervor, welche ein anfänglich unbekannter Autor [1]) im 2. und 3. Bande der Annales des Sciences veröffentlicht hat, und welche sicherlich mit zu dem Besten gehören, was damals über die Streitfrage zwischen Cuvier und Geoffroy geschrieben ward. Diesem Anonymus ist offenbar die Geoffroysche Hypothese, bei den Insecten habe sich der Wirbel der Vertebraten erweitert, um neben dem Nervensystem auch noch sämmtliche Eingeweide aufzunehmen, unbequem und so verändert er sie, nach einem eingehenden Referat über Geoffroys Ansichten, so vollständig, dass an ihre Stelle nun eine ganz neue Anschauung tritt. Das Einzige, was er von ihm nimmt, ist der Wirbelkörper Geoffroys, das cycléal; auch er sieht im sternum der Insecten den Kern des Wirbelthierwirbels. Während aber Geoffroy, die Götter mögen wissen, aus was für Gründen, die Wirbelsäule der Insecten gegen die der Vertebraten um 90°, ihre Eingeweide aber um 180° gedreht ansieht (s. oben), kehrt der Anonymus jene entschlossen ganz auf den Rücken und sagt kurz und gut: „Le tergum des Insectes devient ainsi l'analogue du sternum des animaux vertébrés.“

Dann aber fährt er fort (und ich kann mir nicht versagen, diesen Satz hier wörtlich zu geben) „Toutes ces déterminations se trouvent démontrées par les rapports de position du systême nerveux et du

[1]) Considérations philosophiques sur la détermination du systême solide et du systême nerveux des animaux articulés. Ann. d. Sc. T. II. 1824, p. 295—310.

Remarques additionelles sur la détermination du systême solide et du systême nerveux des animaux articulés. Ann. d. Sc. nat. T. III. 1824, p. 199.

Beide Artikel werden in Carus u. Engelmann, Bibliotheca Zoologica Bd. I. p. 410 Geoffroy St. Hilaire selbst zugeschrieben. Wer des Letzteren Arbeiten aufmerksam gelesen, wird, denke ich, ohne Weiteres zugeben, dass er unmöglich hat Autor derselben sein können; ausserdem sagen die Herausgeber der Annales des Sciences (T. II. p. 304) ausdrücklich, dass ein Herr N. ihnen Bemerkungen anderer Art hierüber zugeschickt habe, die sie nun von pag. 304 — 310 folgen lassen. Der 2. Aufsatz ist ganz und gar von diesem Herrn N. Auch die ersten Seiten in Bd II. p. 295 — 304 gehören nicht Geoffroy selbst an, sie enthalten nur einen wahrscheinlich von der Redaction (Audouin, Brongniart, Dumas) verfassten Bericht über seine in den oben p. 119 und 120 citirten Aufsätzen niedergelegten Anschauungen.

Der Autor dieser anonymen Bemerkungen war der berühmte Physiker Ampère, wie aus den Lebensbeschreibungen beider Männer, Geoffroy's wie Ampère's, hervorgeht (Vie, Travaux et Doctrine scientifique d'Etienne Geoffroy St. Hilaire; par son fils Isidore Paris 1847 p. 250). Auch in Carus Geschichte der Zoologie suchte ich vergeblich nach dem Namen des Anonymus, dessen Aufsätze überhaupt gar nicht erwähnt werden. Mein verehrter College Lacaze-Duthiers in Paris gab mir auf eine Anfrage vollständigen Aufschluss in liebenswürdigster Weise, den ich seinem wesentlichsten Inhalt nach hier reproducirt habe.

tube intestinal placés dans la cavité formée par les arceaux périsplanchniques. Le système nerveux des invertébrés et le système ganglionaire des vertébrés sont également placés entre la série des cycléaux et le tube intestinal. Elles semblent encore confirmées par la position que présente dans les poissons et dans les crustacés le vaisseau faisant fonction de ventricule, qui distribue dans tout le corps le sang qui a respiré. En effet, ce tronc artériel est situé dans les poissons sous l'épine du dos, entre le système digestif et le système ganglionaire; et les mêmes fonctions sont remplies dans les crustacés par un grand vaisseau appelé ventral, placé de même entre le tube intestinal et leur système nerveux."

Freilich konnte dieser Ausspruch damals keine sonderliche Bedeutung beanspruchen — obgleich er sie jetzt gewinnt —, da der Autor in demselben Aufsatz und in dem späteren Nachtrag sich weder ganz von der Wirbeltheorie Geoffroy's lossagt, noch auch Consequenzen abweist, die sich aus der Vermischung seiner richtigen Anschauungen über das Verhältniss in der Orientirung des Gliederthierkörpers zu dem der Wirbelthiere mit den falschen Geoffroy'schen Ansichten über den typischen Wirbel ergeben. Er vergleicht ganz richtig und consequent den Bauch der Insecten mit dem Rücken der Wirbelthiere; da er aber das sternum jener Thiere der Wirbelsäule dieser gleichstellt, muss er auch, um nicht Geoffroy's Ansicht von der Oeffnung des Wirbelkörpers anzunehmen, die Insectenbeine den Rippen, ihr Nervensystem aber dem System der peripherischen Nerven (d. h. dem System der nicht centralen Ganglienketten der Wirbelthiere) vergleichen. Hätte dieser Anonymus sich den Einwand Latreille's gemacht, dass das Gliederthierskelett Epidermisbildung sei, das der Wirbelthiere aber nicht, er wäre sicherlich damals schon zu der Ueberzeugung gekommen, dass sich wohl in der von ihm geübten Weise die Gliederthiere und Wirbelthiere miteinander den allgemeinen Zügen nach vergleichen liessen, doch aber das wirkliche Verständniss ihrer eigentlichen Verwandtschaftsbeziehungen noch vollständig fehle.

Dass er zu solchem Einblick nicht kam, gereicht ihm jedoch heute so wenig, wie damals zum Vorwurf. Ein Jeder war und ist Kind seiner Zeit; nur wenigen ist es vergönnt, diese selbst zu zeitigen. Für einen solchen Reformator aber war damals die zoologische Welt nicht reif; einem Darwin hätte gewiss ebenso, wie Geoffroy oder Ampère, die Grundlage sicherer Beobachtung gefehlt. Aus diesem und allein aus diesem Grunde musste Cuvier in seinem Streite mit Geoffroy siegen; ein richtiger Instinct leitete ihn und seine Zeitgenossen, als sie ihren Zwist auf dem Boden specieller Fachkenntniss auszufechten versuchten. Wir, die wir Darwin als ein Kind

jener Periode haben entstehen, die wir ihn auch jetzt noch wirken sehen, und uns rückhaltslos seinem treibenden Einflusse hingeben können, wir aber dürfen nun nicht mehr so ungerecht sein, Geoffroy's und seines physikalischen Freundes vorahnendem Geiste das als einen Fehler anzurechnen, was man gemeiniglich als den Vorzug und die Eigenschaft des seiner Zeit vorauseilenden Genies betrachtet. Freuen aber müssen wir uns andrerseits, dass die Cuvier'sche Schule in ihrer emsigen Arbeit die Grundlagen, lieferte, auf denen stehend allein unser grosser Zeitgenosse, seinen Geistes-Verwandten Lamarck und Geoffroy in philosophischem Einblick gleichend, den Bau aufzurichten vermochte, welchen diese aus Mangel des Fundamentes vergeblich zu bauen versuchten.

Schon früher hatte Meckel die Gliederthiere und Wirbelthiere verglichen, und den Bauch jener ersteren mit dem Rücken der letzteren identificirt. Später tauchte die Geoffroysche Ansicht immer von Zeit zu Zeit auf; Rathke in seiner Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses (1829), J. Müller in der 1. Auflage seiner Physiologie (1833), Koelliker (1842), Zaddach (1860) nahmen sie mehr oder minder entschieden an. Aber bei Meckel vermischt sich fortwährend symbolisirende Auffassung mit morphologischer Deutung, J. Müller verfolgt seine Anschauung nicht weiter, Koelliker vergleicht die Extremitäten der Insecten mit den Rückenwülsten der Vertebraten, Zaddach lässt die Insecten in ihrer physiologischen Lage, obgleich er ihre Keimblätter denen der Wirbelthiere gleichstellt (in Bezug auf das Amnion sicherlich mit Unrecht); selbst Rathke, der am Schärfsten und Klarsten die Identität im Aufbau und der Gliederung des Crustaceenkörpers und des der Wirbelthiere erkennt und beschreibt, behauptet nichts desto weniger mit Baer den Gegensatz im Bautypus der Wirbelthiere und Arthropoden. Ich kann deshalb auch nur Geoffroy als den eigentlichen Verfechter der hier discutirten Ansicht von der Verwandtschaft beider Thiergruppen ansehen, da nur er allein, noch entschiedener aber Ampère, sich zu dieser allgemeinen Anschauung bekannte. Von den Neueren ist es ausschliesslich Leydig, der die alte Meinung aufgenommen, festgehalten und in seiner Weise consequent durchgeführt hat. — Beiläufig möchte ich hier darauf aufmerksam machen, dass das Verdienst, die Keimblätterlehre der Wirbelthiere auf die Wirbellosen übertragen zu haben, keinem Lebenden zukommt; Rathke hat dies schon 1829 (Flusskrebs) gethan und zwar nicht andeutungsweise und vorsichtig, sondern ebenso entschieden, wie die Neueren und sicherlich ebenso schlagend.

Unser Ergebniss ist also Folgendes. Geoffroy und der Physiker Ampère — und andere Gefolgsmänner — hatten instinctiv angenommen, dass wegen der Gliederung der Gliederthiere und Wirbelthiere diese als

nahverwandte Thiere anzusehen, dass überhaupt die einzelnen Thierclassen als Modificationen eines und desselben Typus aufzufassen seien. Der Mangel specieller Fachkenntniss musste der Cuvier'schen entgegengesetzten Anschauung von der Verschiedenheit der thierischen Typen Recht geben; um so mehr, als Geoffroy und seine Anhänger sich nicht scheuten, mit Waffen und auf einem Boden zu kämpfen, die für ihre speculative Auffassung von gar keiner Schärfe oder Sicherheit sein konnten. Ihr leitender Gedanke war richtig: nur die Ausführung war falsch. Da aber jener Zeit überhaupt die Mittel zu dieser gebrachen, so ist Geoffroy die Niederlage als solche nicht anzurechnen: er baute mit den Bausteinen seiner Periode nach einem Plane, den die jetzige Zeit erst durch Darwin festzustellen vermochte.

Aus ganz demselben Grunde aber, der uns Geoffroy's weitsichtigem Geiste unsere Achtung zollen heisst — obgleich ihn bei der Durchführung der Aufgabe seine Kräfte im Stiche liessen —, aus derselben Ursache müssen wir das richtige theoretische Gefühl und die Charakterfestigkeit eines unserer geachtetsten Zeitgenossen hoch anerkennen, der unbekümmert um den Widerspruch sogenannter Autoritäten und lediglich im Vollgefühl seiner persönlichen Anschauungen und Erfahrungen einen Satz nachdrücklichst auf seine Weise verficht, den bis dahin alle Zoologen nach Cuvier's Machtspruch aufgegeben hatten: den der nahen (Stammes-) Verwandtschaft der Gliederthiere und Wirbelthiere. Leydig ist der einzige Zoologe unserer Zeit, welcher sich der scheinbar hoffnungslosen Aufgabe unterzieht, verwandtschaftliche Beziehungen zwischen zwei Thiergruppen aufzusuchen, welche von Jahr zu Jahr mehr durch die neueren Entdeckungen auseinandergerückt zu werden schienen.

§. 2. Die Leydig'sche Vergleichung des Nervensystems der Gliederthiere und Wirbelthiere.

Zwischen Geoffroy und Leydig liegen reichlich 40 Jahre. Während dieser ganzen langen Zeit herrscht das Cuviersche Dogma von der typischen Verschiedenheit der Gliederthiere und Wirbelthiere fast unumschränkt; aber auch nach Leydig verliert es kaum an Kraft, wie sowohl die Lehrbücher der Zoologie (Gegenbaur, Claus etc.), als auch die Richtung beweisen, in welcher man bis in die letzten Jahre den Anschluss zwischen Wirbelthieren und Wirbellosen zu suchen gewohnt war.

Leydig's Werk (Vom Bau des thierischen Körpers), welches leider ein Torso geblieben ist, erschien im Jahre 1864, 6 Jahre nach der Ausgabe der ersten Auflage von Darwin's Origin of Species. Es trägt die Spuren der Einwirkung des letzteren in deutlichster Weise an sich; gleichzeitig

aber kann es sich doch nicht ganz frei machen von dem, auch heute noch sehr wirksamen Einfluss der früheren Zeit. Vor Darwin suchten in theoretischen Erörterungen wie praktischen Fällen alle Zoologen die besser bekannten Verhältnisse der höheren Thiere auch bei den niederen wiederzufinden; man denke nur an Ehrenberg's Versuch, selbst bei den Infusorien sämmtliche Organsysteme der Wirbelthiere nicht blos ihrer Function, sondern auch ihrem Bau nach aufzufinden. Dass aber Leydig nicht Hals über Kopf die langgewohnte Methode mit und nach Darwin als eitel unwissenschaftlich von sich warf, rechne ich ihm um so weniger zum Nachtheil an, als er eben durch diese Beständigkeit, dies Festhalten an dem doch einigermassen Erprobten, freilich nur für sich allein eine Anschauung rettete, welche als in jeder Richtung begründet jetzt erst, wie ich glaube, vollgültig und auch für den ausgemachtesten Darwinisten überzeugend nachgewiesen werden kann.

Leydig hält in entschiedenster Weise an dem alten Satze fest, dass Anneliden und Arthropoden durch ihre Gliederung eine deutliche Verwandtschaft zu den Wirbelthieren bekundeten. Diese Annahme sucht er durch verschiedene Argumente zu stützen; zunächst durch die in allen drei Thierclassen so streng und gleichartig durchgeführte Gliederung, dann durch Spuren einer Chorda bei Insecten und vor Allem durch die Gleichstellung des Gehirns der Wirbelthiere mit dem Schlundring der Würmer und Arthropoden, des Bauchmarks der letzteren mit dem Rückenmark der ersteren. Auch sucht er bei Gliederthieren nach Spuren einer Wirbelsäule, die er indessen in keiner Weise morphologisch und selbst physiologisch nur bei wenigen Krebsen und Insecten zu finden vermag.

Dieser Versuch Leydig's wurde nicht anerkannt; und man muss zugeben, dass er namentlich in seiner specielleren Durchführung nicht überzeugend wirken konnte. Es beruhte dieser Misserfolg, wie mir scheint, vornehmlich auf folgenden zwei Gründen: einmal waren die damals bekannten Thatsachen der Morphologie noch nicht ausreichend, dann aber suchte Leydig vor Allem nach Anknüpfungspunkten zwischen den höchsten Insecten und den Wirbelthieren. Damit aber trat er in eine Bahn, welche ihn nothwendig im Einzelnen irreführen musste; und wenn auch, wie ich jetzt glaube beweisen zu können, seine Vergleichung des Schlundringes der Arthropoden und Anneliden mit dem Gehirn der Wirbelthiere eine sehr weitgehende Berechtigung hatte, so war doch wohl sein Suchen nach den verschiedenen Abtheilungen des Wirbelthiergehirns im Gehirn der Biene ein missglücktes Unternehmen. Soviel wenigstens lässt sich jetzt schon sagen, dass diese beiden Organe unter keinen Umständen so direct miteinander verglichen werden können, wie dies Leydig gethan hat; aber es ist wahr-

scheinlich, dass in nicht zu ferner Zeit ein Versuch, sie beide als nach besonderer Richtung hin erfolgte Umbildungen eines einfacheren Typus nachzuweisen, gemacht werden und auch gelingen dürfte.

Es ist jetzt wohl so ziemlich allgemein als richtigste Methode der vergleichenden thierischen Morphologie die der Erklärung complicirterer Organisationen aus einfacheren heraus anerkannt; und man sucht, dem entsprechend, nur selten noch nach directen Verbindungsgliedern zwischen den höchsten Formen des niedrigeren Typus und den niedrigsten der höheren, sondern vielmehr nach jenen noch tiefer stehenden Formen, durch deren weitere Ausbildung nach verschiedenen Richtungen hin beide entstanden und daher auch zu erklären sein möchten.

§. 3. Die Beziehungen der drei gegliederten Thierclassen zu einander.

In Bezug auf die drei gegliederten Thierclassen sind es meiner Ueberzeugung nach die Gliederwürmer, welche in sich Eigenthümlichkeiten des Baues aufweisen, durch deren besondere Umbildung nach zwei verschiedenen Richtungen hin die Wirbelthiere und die Gliederthiere entstanden gedacht werden können. Der Nachweis der Richtigkeit dieses Satzes wird uns zu gleicher Zeit den Beweis liefern, dass Leydig im Allgemeinen mit der oben erwähnten Vergleichung des Gehirns der Wirbelthiere und der Gliederthiere Recht hatte, aber nur darin irrte, dass er die speciellen Vergleichungspunkte vorzugsweise in einer Thiergruppe (bei den Insecten) aufsuchte, welche unter keinen Umständen als ein Uebergangsglied zwischen Vertebraten und Anneliden anzusehen ist, vielmehr als Endpunkt einer besonderen, derjenigen der Wirbelthiere gleichwerthigen Entwickelungsreihe des in den Anneliden am Einfachsten durchgeführten Typus der gegliederten Thiere betrachtet werden muss.

Ausgeschlossen können von der jetzt vorzunehmenden Vergleichung alle nicht gegliederten sogenannten Würmer werden, ebenso auch diejenigen, welche, wie die Sipunculiden und Nematoiden, sicherlich nur rückgebildete Anneliden, wenn überhaupt von ihnen abzuleiten sind. Zu diesem Ausschluss namentlich der Plattwürmer halte ich mich für berechtigt, weil ich gegenüber dem vollständig unkritischen und gedankenlosen Zusammenwerfen derselben mit den Anneliden und gegenüber der Aufstellung des wild zusammengewürfelten Kreises [1]) der Würmer an dem Gegensatz der Anneliden

---

[1]) Ich sehe mit Freuden, dass Claus in der 3. Auflage seines Lehrbuches der Zoologie den von mir verlangten Schritt gethan hat, den alten Kreis der Würmer aufzulösen. Mit der Art dieser Auflösung kann ich indess nicht ganz einverstanden sein. Auf die ebenda angebrachten hämischen Bemerkungen etc. dieses Zoologen eine Antwort zu geben, halte ich für völlig überflüssig.

und der übrigen Würmer festhalten muss. Nur die Anneliden kommen, ich wiederhole, hier in Betracht, weil bei ihnen allein die nächsten Anknüpfungspunkte zu den Wirbelthieren und den Gliederthieren zu finden sind; die zu erwartende Behauptung der Gegner meiner Anschauungen, die von mir geübte Vergleichung der Anneliden mit den Vertebraten beweise nichts, da dabei die Verhältnisse der übrigen Würmer unberücksichtigt geblieben wären, kann ich dort, wo sie erscheint, stehen lassen: denn sie zeigte eben nur, dass selbstgefälliger Dogmatismus nicht vor logischen Fehlern in der Argumentation schützt.

Die allgemeinsten morphologischen Verhältnisse werden (abgesehen von Götte), mit Ausnahme eines einzigen Punktes, bei Wirbelthieren, Gliederthieren und Anneliden wohl als völlig gleich angesehen. Sie sind alle bilateral symmetrisch gebaut; selbst da, wo eine Abweichung stattfindet, wie bei den Rankenfüssern, den Copepoden etc., sind die Larvenstadien oder Embryonalformen immer symmetrisch. Kopfende und Hinterleibstheil werden ebenfalls in den drei Gruppen als gleich angesehen: an jenem liegt der Mund und das Vorderende des Nervensystems, dieser trägt ausnahmslos im Endgliede den After. Die durch parasitische Lebensweise rückgebildeten, darmlosen Formen ändern hieran Nichts; denn ihre Larven sind denen der normal entwickelten Arten durchaus gleich.

Ein einziger durchgreifender Gegensatz wird nun allerdings angenommen von der dogmatischen Schule, welche in Bezug auf die gegliederten Thiere auf der alten Cuvierschen Anschauung weiter zu bauen versucht. Sie identificirt bei allen drei Classen Bauch und Rücken; aber die Lagerung der Organsysteme, namentlich des Nervensystem's, soll bei den Wirbelthieren eine andere sein, als bei Gliederthieren und Gliederwürmern. Man sagt, nur diese letzteren hätten ein Bauchmark, nur den Wirbelthieren käme ein Gehirn und Rückenmark zu; und dem Gehirn und Rückenmark der letzteren sei das dorsale Schlundganglion jener gleichzustellen.

In diesen Behauptungen vereinigen sich zwei, hier gesondert zu betrachtende Sätze. Es wird einmal klar durch sie gesagt, dass bei Anneliden und Gliederthieren ein morphologischer typischer Gegensatz zwischen dorsalen und ventralen Ganglien bestehe; zweitens liegt in ihnen die Ansicht versteckt, dass Bauch und Rücken homologe Regionen des Körpers bilateral-symmetrischer Thiere seien.

Ich beginne mit dem letzteren, allgemeineren Satze.

Es könnte die Behauptung, dass die Homologisirung der Regionen Bauch und Rücken bei den verschiedenen symmetrischen Thieren nothwendig sei, in verschiedenartiger Weise gestützt werden. Man könnte ihre morphologische Identität einmal auf vergleichend-anatomischem Wege zu

gewinnen versuchen; zweitens auch durch die embryologische Methode. Bei beiden käme es auf die Vergleichbarkeit in den Lagerungsbeziehungen der einzelnen Organe zu einander und die Entstehungsart ihrer gegenseitigen Lagerung an; dies aber führte zur Untersuchung des zweiten speciellen, später zn besprechenden Punktes, in wiefern die einzelnen Organe der drei hier in Frage stehenden Thierclassen miteinander homolog seien oder nicht. Man könnte aber auch aus tiefer liegenden, allgemeinen Gründen heraus die Homologie von Bauch und Rücken bei allen symmetrischen Thieren zu rechtfertigen versuchen. Diese Gründe würden aber fast nur physiologischer Natur sein können; denn Bauch und Rücken sind dem Begriffe nach ausschliesslich physiologischen Inhalts und wenn man hin und wieder sie als morphologische Bezeichnungen anwendet, so geschieht dies eben nur da, wo der physiologische Begriff nicht mehr zutreffend ist.

Als Bauch wird im Allgemeinen die der stützenden Fläche zugewandte Seite des Körpers, als Rücken die abgewandte bezeichnet. Im Grossen und Ganzen lassen sich bei den hier in Betracht gezogenen drei Thierclassen diese Regionen sehr wohl physiologisch festhalten; aber es giebt doch auch nicht ganz unbedeutende Beispiele, in denen von ihnen kaum die Rede sein kann. Bei vielen in Röhren lebenden Anneliden ist dieser Gegensatz gänzlich aufgehoben, Naiden, die limicolen Oligochaeten und manche frei schwimmende Nereiden schwimmen in jeder Lage, die Regenwürmer zeigen ebensowenig beim Kriechen eine genaue Orientirung im Raume nach Bauch und Rücken. Apus unter den Krebsen schwimmt sehr oft, Branchipus ganz regelmässig auf dem Rücken; ebenso bekannt sind die zahlreichen Fälle, in denen Wasserinsecten (Notonecta etc.) ihren Rücken mit dem Bauche vertauschen. Bei den Rhizocephala unter den Cirrhipedien fehlt diese Orientirung gänzlich, aber sie ist ersetzt durch eine um 90^0 verschobene, indem, wie Kossmann überzeugend nachgewiesen hat, bei scheinbar äusserer seitlicher Symmetrie die beiden Seiten ungleich, Rücken und Bauch aber gleichartig ausgebildet werden. Bei den Wirbelthieren sind ähnliche Fälle bekannt; der Mensch hat seinen Bauch um 90^0 gegen den der übrigen Säugethiere gedreht, bei den Schollen ist eine ähnliche Wendung nach der Seite hin erfolgt, und in beiden Fällen ist sogar eine Verschiebung oder Verdrehung einzelner Organe gegenüber der normalen Horizontalebene erfolgt. Neben diesen finden sich genug Beispiele der willkürlichen Drehung der Körperlage um 180^0. Die Froschlarven schwimmen eben so häufig auf dem Rücken, wie auf dem Bauch; der Schiffshalter (Echeneis) schwimmt zeitlebens auf dem Rücken, ebenso ein ägyptischer Wels.

Es zeigen diese leicht noch zu vermehrenden Beispiele, dass die Orientirung im Raume nur durch physiologische Lebensbeziehungen bedingt ist, und dass die Homologisirung der einzelnen Organe nicht basirt werden darf auf diese Orientirung; denn sonst würde man bei allen den oben genannten Thieren, welche beliebig verschobene Bauch- oder Rückenseiten aufweisen, annehmen müssen, dass auch die morphologische Homologie der einzelnen Organe durch diese Verschiebung gestört werde. Natürlich thut man dies nicht, man sagt deshalb von der Notonecta oder der Echeneis, sie schwämmen, statt auf dem (physiologischen) Bauch, auf ihrem Rücken. Hier werden also beide Bezeichnungen morphologisch; denn man sagt damit eben nur, dass die Region ihres Körpers, mit welcher sie nach unten gerichtet schwimmen, diejenige ist, welche ihre nach andern, rein morphologischen Charakteren nächsten Verwandten unter den Insecten oder Fischen, nach oben gewendet tragen. In dieser durch physiologische Lebensbeziehungen offenbar bedingten Orientirung des Körpers kann also kein Grundgesetz gesehen werden, welches uns hinderte, bei der Frage nach der morphologischen Uebereinstimmung verschiedener Thiergruppen, Bauch und Rücken einstweilen ganz aus dem Spiele zu lassen und die hier auf dem Bauch und dort auf dem Rücken liegenden Organe vergleichend auf ihre Identität oder Verschiedenheit zu untersuchen. Stellte sich dabei für die wichtigsten Organe die morphologische Verschiedenheit nach Entstehung und Lagerungsbeziehungen zwischen Wirbelthieren einerseits, den Gliederthieren und Gliederwürmern andrerseits heraus, so würde damit freilich der Mangel näherer Verwandtschaft, nicht aber die principielle morphologische Gleichheit von Bauch und Rücken überhaupt erwiesen sein.

Gegenüber gewissen modernen Redensarten über dieses erste wissenschaftliche Princip, dass der physiologische Bauch und Rücken auch homolog seien, könnte ich mich mit dem Gesagten begnügen. Denn von einem nach den Grundsätzen der neueren morphologischen Methode versuchten Beweise seiner Richtigkeit ist nie die Rede, er gilt eben einfach als Axiom. Man beruft sich vielleicht dabei auf K. E. v. Baer, als den eigentlichen Verfechter dieser Ansicht, und auf seine Beweisführung; doch vergisst man dann, dass der Begründer unserer vergleichenden Entwicklungsgeschichte hier wenigstens physiologische und morphologische Gesichtspunkte in seiner Argumentation beständig vermischt. Dies zu thun, ist aber dem Morphologen jetzt nicht mehr gestattet, da er nur und ausschliesslich noch das Geoffroy'sche „principe des connexions“ anzuwenden das Recht hat; indessen, Consequenz ist nicht Jedermann's Sache.

Anders aber stehe ich dem hochverehrten Manne gegenüber, welcher Begründer dieser von den Späteren einfach nachgebeteten und unkritisch

aufgenommenen Ansicht ist. Denn einmal ist es jetzt, wo man ihn in einem ganz modernen Streit als Autorität zu benutzen versucht, meine Verpflichtung, in seiner Beweisführung die eben von mir behauptete Vermischung physiologischer und morphologischer Argumente nachzuweisen; ich habe zweitens auch die Pflicht, die von ihm benutzten morphologischen Charaktere auf ihren Werth zu prüfen; und ich erachte es drittens ihm persönlich gegenüber als nothwendig, die unbegrenzte Hochachtung, die ich ihm zolle, durch ehrlichen Angriff zu bezeugen, da ich nur so glaube, den Naturforscher recht ehren zu können, der vor Allen die Rückweisung eines seiner Sätze weder als besondere Schädigung seines Besitzes, noch als Beeinträchtigung seiner Autorität empfinden wird.

Baer ist, wie gesagt, der einzige Zoologe, welcher die beiden Begriffe Bauch und Rücken zu definiren sucht. Er thut dies im 1. Bande seiner Entwicklungsgeschichte an verschiedenen, doch ihrem Inhalt nach zusammengehörigen Stellen. Bei seiner Untersuchung über die verschiedenen Typen der Thiere sagt er ausdrücklich [1]) „der Typus also ist das Lagerungsverhältniss der Theile". Diese Definition ist streng morphologisch; sie deckt sich vollständig mit dem oben angeführten Satz Geoffroy St. Hilaire's; wenigstens wenn man annimmt, dass Baer damit nicht das Lagerungsverhältniss des Gesammtkörpers zum Erdboden, sondern die gegenseitigen Lagerungsbeziehungen der Theile zu einander gemeint habe.

Bei der Erörterung aber über seinen Längentypus (der die Gliederthiere kennzeichnet) und den Vertebratentypus legt er vielfach, fast möchte ich sagen vorzugsweise Gewicht auf physiologische Erwägungen; Gegensatz der Aufnahme und Ausscheidung, Richtung der lebendigen Strömung sind die hauptsächlichsten von ihm benutzten Momente. Der einzige wirklich morphologische Gegensatz, der in seiner allgemeinen Charakterisirung der zwei, hier allein in Frage kommenden Typen zu erkennen ist, besteht in dem Unterschied der evolutio gemina (Längentypus der seitlich symmetrischen Thiere) und der evolutio bigemina (Vertebratentypus der doppelt symmetrischen Thiere). Dieser Gegensatz ist aber in Wirklichkeit nicht vorhanden; es lässt sich jetzt zeigen, dass in Wahrheit die doppelte Symmetrie schon bei den Anneliden der Anlage aller Primitivorgane nach vorhanden ist, wenngleich sie erst in den Wirbelthieren durch das Auftreten des inneren Skeletts ihre eigenthümlichste Ausbildung erfährt. Hierauf komme ich natürlich später zurück.

Der Typus ist also, dem einzigen von Baer aufgestellten morphologischen Charakter nach, bei Wirbelthieren und gegliederten Wirbellosen

---

[1]) Baer, Entwicklungsgeschichte I. Th. 1828, p. 208.

derselbe: die evolutio bigemina; und wir können, wie unten ausführlich gezeigt werden wird, die Entstehung der Neuralseite (Bauch) und Cardialseite (Rücken) bei den Anneliden ebenso auf den doppelten Schluss zweier über einander liegender und durch eine Axe getrennter Röhren zurückführen, wie bei den Knochenfischen, (welche einen echten Primitivstreifen im Sinne Baer's haben), oder bei den Säugethieren, deren Axe (chorda) dann erst auftritt, wenn sich der Schluss der beiden Röhren längst vollzogen oder doch vorbereitet hat.

Nun kommt es ferner darauf an, zu untersuchen, durch welche Argumente Baer die Annahme stützt, dass bei den Arthropoden der Keimstreifen am Bauche läge, der Schluss des nach ihm einfachen Rohres auf der Rückenseite erfolge. In der Erörterung[1]) über die „Symmetrische Entwicklung in den Thieren des Längentypus" findet sich indess kein einziges morphologisches Argument dafür; es wird eben einfach vorausgesetzt, dass die Stelle, wohin sich das behauptete einfache Rohr schliesst, der Rücken sei und umgekehrt, dass der Keimstreifen am Bauche läge oder, wie er sich ausdrückt[2]), „dass in den gegliederten Thieren die Entwicklung eine von der Bauchfläche fortgehende symmetrische sei".

Erst im nächsten Abschnitte, betitelt „Was hier Rücken ist", kommt Baer zu einer wirklich morphologischen Erörterung über Bauch und Rücken, indem er selbst die Frage berührt, ob man nicht besser thue, das Insect umzudrehen und auf dem Rücken laufen zu lassen, um so eine allgemeinere Vergleichbarkeit der Wirbelthiere und Gliederthiere zu erzielen. Um diesen Entschluss abzuweisen, sagt er[3]): „Allein gegen diese Benennung spricht die äussere Ansicht des Thieres, nicht nur die Stellung, die es gegen den Erdkörper behauptet, sondern auch der Bau seiner Extremitäten, seiner Sinnesorgane und überhaupt seiner Oberfläche, ja Mund, After und Geschlechtsöffnungen".

Die Stellung gegen den Erdkörper beweist nichts, da wir zahlreiche Beispiele bei Wirbelthieren, wie bei Gliederthieren kennen, in denen jene gänzlich umgedreht oder verschoben wird. Die Sinnesorgane beweisen ebensowenig, da sie gar nicht selten am Bauche, ja selbst am Hinterende des Thieres vorkommen (s. unten). Der After liegt bei den Hirudineen, welche eine über ihn nach hinten hinausgreifende Verlängerung ihres Körpers (einen echten Schwanz) besitzen, nicht auf dem Bauch, sondern auf dem Rücken. Die Lage der Geschlechtsöffnungen ist ganz unbestimmt und wechselnd bei den Anneliden, bald unten, bald seitlich, bald selbst auf dem Rücken.

[1]) l. c. pag. 244.
[2]) l. c. p. 245.
[3]) l. c. p. 246.

Bleiben noch die Extremitäten und der Mund. Einen Vergleich einzelner Theile jener ersteren mit denen der Wirbelthiere könnte man nur dann als beweisend ansehen, wenn nachzuweisen wäre, dass sie überhaupt, und dann welche von ihnen (die dorsalen oder ventralen) mit denen der Vertebraten übereinstimmten; da hat nun Baer gerade, wie mir scheint, gezeigt, dass eine solche Gleichstellung morphologisch nicht zulässig ist und dass namentlich die Uebertragung technischer Ausdrücke einzelner Abschnitte der Wirbelthiergliedmassen auf die physiologisch ähnlichen der Gliederthiere ein sehr unglücklicher Griff war. Wenn aber zwei Organe nicht als materielle Umwandlungsformen eines und desselben typischen morphologischen Gliedes aufgefasst werden können, so dürfen sie auch nicht umgekehrt benutzt werden, um die Identität der Körperglieder zu beweisen oder zu widerlegen, an denen sie angebracht sind.

Nur der Mund liegt — abgesehen von deformirten Formen —, namentlich aber bei allen erwachsenen Anneliden entschieden auf dem physiologischen Bauch, d. h. auf der Neuralseite. Dies einzige Argument kann aber nicht als ausreichend angesehen werden, wenn es einmal gelingt, nachzuweisen, dass auch die Anneliden den doppelt symmetrischen Entwicklungstypus Baer's (die evolutio bigemina) besitzen und wenn es zweitens möglich ist, — wie ich dies weiter unten zeigen werde —, durch die Thatsachen der Entwicklung die Lage des Mundes, hier bei den Annulaten auf dem Bauche (d. h. der Neuralseite), dort bei den Wirbelthieren auf dem Rücken (d. h. der Cardialseite), befriedigend zu erklären.

Diese Baer'sche Anschauung liegt der modernen Opposition gegen die noch ältere Ansicht, dass die Gliederthiere auf dem Wirbelthierrücken liefen, zu Grunde. Aber sie wird durch die Neueren gleichzeitig verdreht; denn man schiebt ihr Argumente unter, welche Baer nicht gebraucht hat. Ich bin daher gezwungen, um seine wirkliche Argumentation von der ihm untergeschobenen zu trennen, hier nochmals auf die Opposition einzugehen, welche moderne Zoologen gegen Leydig's und meine Erneuerung der Geoffroy-Ampère'schen Hypothese erhoben haben.

Wenn man, wie ich es zuerst gethan, einen Ringelwurm auf den Rücken legt und nun einen Durchschnitt durch ein Metamer seines Körpers mit einem solchen eines Haifischembryos vergleicht, so ergiebt sich eine fast vollständige Uebereinstimmung in den gegenseitigen Lagerungsbeziehungen der einzelnen Organe, wie ich bereits in einem früheren Aufsatz [1]) auseinandergesetzt habe. Zugleich machte ich auf einige, dabei gleichfalls auf-

---

[1]) Die Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Inst. Bd. II. 1874.

tretende Schwierigkeiten aufmerksam, denen ich theils durch Beobachtungen, theils durch hypothetische Annahmen zu begegnen suchte. Die gewichtigste Einwendung lieferte das Nervensystem der Anneliden und Gliederthiere, bei welchen ein Schlundring und eine Bauchganglienkette angenommen werden. Diese sollte nach der herrschenden Anschauung den Wirbelthieren fehlen; dem Gehirn der letzteren vergleichen die meisten Zoologen das sogenannte dorsale Schlundganglion, während allein Leydig den ganzen Schlundring dem Wirbelthiergehirn, das Gliederthierbauchmark aber dem Rückenmark der Wirbelthiere gleichstellt.

Sehen wir erst einmal die Gründe an, welche die neueren Gegner meiner Auffassung für ihre widersprechende Ansicht anzuführen pflegen. Sie sind äusserst schwach: die dorsale Lage des oberen Schlundganglions der Gliederthiere, seine Verbindung mit den wichtigsten Sinnesorganen und seine Entstehung aus den Medullarplatten. Alle drei Punkte habe ich bereits früher kurz besprochen; gewisse Gründe zwingen mich indessen, hier noch einmal auf sie zurückzukommen.

Der erste Grund enthält eine petitio principii. Dass bei morphologischer Vergleichung die physiologische Orientirung im Raume d. h. die Benennung der Körperregionen (Bauch und Rücken) gänzlich werthlos ist, habe ich oben gezeigt. Der morphologische Werth der beiden Bezeichnungen ist somit erst zu erweisen durch die nach andern Gründen bestimmte Gleichwerthigkeit der in diesen Regionen liegenden Organe. Gelänge es, zu zeigen, dass Gehirn und Rückenmark der Wirbelthiere ihrer Entstehung nach viel zu sehr mit dem sogenannten Gehirn der Gliederthiere übereinstimmten, um nicht ihre Gleichwerthigkeit, und dass zweitens die Entstehung des Bauchmarks von derjenigen des Rückenmarks viel zu sehr abwiche, um nicht ihre grundsätzliche Verschiedenheit annehmen zu müssen: so würde damit die Uebereinstimmung in der Lagerung des oberen Schlundganglions mit dem Wirbelthiergehirn, also auch die Identität des physiologischen Rückens und Bauches bei allen gegliederten Thieren erwiesen sein. Nie aber könnte die dorsale Lage des oberen Schlundganglions der Gliederthiere als Argument für die Identificirung des letzteren mit dem Gehirn der Wirbelthiere benutzt werden, da ja grade nur durch jene angenommene Identität der genannten Organe auch die morphologische Gleichheit des Rückens der Gliederthiere und Wirbelthiere nachgewiesen werden könnte. Oder meint man im Ernst, dass Bauch und Rücken verschiedener Thiere morphologisch immer gleich seien? Man könnte sich fast versucht fühlen, anzunehmen, in einem jüngst gemachten scurrilen Vergleich läge die Möglichkeit eines Beweises angedeutet, dass es auch bei den Thieren eine Stratigraphie der Schichtung, etwa bedingt durch die Schwerkraft und die zeit-

liche Aufeinanderfolge der Schichten, gäbe — natürlich kommt man doch gleich wieder dazu, einzusehen, dass der angezogene Vergleich der Identification von Bauchmark und Rückenmark mit einer fingirten falschen Gleichstellung des Buntsandsteins und Quadersandsteins nur ein recht unverständliches, unklares Bild für die Meinung liefert, dass jener erste Vergleich ein falscher sei. Aber wo in aller Welt steht denn das morphologische Grundgesetz, nach welchem unbedingt Bauch und Rücken bei Wirbelthieren, mit den gleichbenannten Regionen der Gliederthiere und Anneliden identisch sein, also auch die Theile des Nervensystems, welche bei ihnen in diesen Regionen liegen, ebenfalls morphologisch übereinstimmen sollen? Mir wäre es schliesslich ganz recht, wenn man dieses Grundgesetz nachgewiesen hätte; aber das ist nicht geschehen, auch hat man es kaum zu thun versucht. Ein unbewiesenes, doch zu dem speciellen Zweck allerdings recht brauchbares Dogma allein wird aufgestellt; natürlich hat es Beweiskraft für Jeden, der daran glaubt. Ich meinerseits glaube indessen an keine solchen Lehrsätze um ihrer Quelle willen; ich bin daher auch berechtigt, zu constatiren, dass dies Dogma absolut Nichts beweist, da es selbst erst bewiesen werden soll.

Auch die Verbindung des oberen Schlundganglions mit den wichtigsten Sinnesorganen beweist (wenigstens für die Gegner) nichts, denn sie ist theilweise unrichtig. Ich habe früher schon darauf hingewiesen, dass — wie allgemein bekannt — Augen wie Ohren bei manchen Gliederthieren[1]) von

---

[1]) Ich gebe hier eine Zusammenstellung der mir in dieser Beziehung bekannten Thatsachen.

1) Anneliden.

Seitlich stehende, von den Ganglien der Bauchkette innervirte Augen mit Linse finden sich bei:

Eunice vittata (Claparède Annélides du Golfe de Nâples, III. p. 397).

Polyophthalmus (Quatrefages Histoire d. Annelés, II. p. 198 (Gegenbaur nennt diesen Wurm Polyommatus; so heisst aber ein Schmetterling).

Leptochone aesthetica Clap. (Annél. d. Golfe de Nâples, III. p. 514, Pl. XIV. f. 1).

Das letzte Hinterleibssegment trägt gut entwickelte Augen bei:

Fabricia (die meisten Arten), zwei Augen.

Amphiglena mediterranea (Claparède, Glanures etc. p. 32, pl. 3 Fig. 1).

Oria Armandi Clap. (Glanures zool. etc. p. 36, pl. 3, Fig. 2).

Leptochone aesthetica Clap.

Claparède bemerkt hierzu, dass die Sabelliden mit Augen am Hinterende sehr oft ihre Röhren verlassen und mit dem Afterende voran kriechen (Golfe de Nâples' III. p. 516).

Gehörorgane kommen vor bei:

Amphicorina, Leptochone, Dialychone, Amphiglena und Oria (Claparède, Annél. d. Golfe de Nâples p. 516). Bei Leptochone liegen sie im zweiten Segment des Körpers, werden also von einem Bauchganglion innervirt.

Nerven der Bauchganglienkette innervirt werden können. Diese Thatsache zeigt, dass die Entwicklung von Sinnesorganen nicht an bestimmte Körperabschnitte gebunden ist. Will man aber dennoch das vorwiegende Auftreten der Augen im Kopfe als Beweis für die Identität des oberen Schlundganglions mit dem Gehirn der Wirbelthiere ansehen, so macht man (im Hinblick auf den behaupteten Gegensatz zum Bauchmark) damit nur einen Cirkelschluss: einmal werden eben nur diese mit dem oberen Schlundganglion (der Gliederthiere) oder dem Gehirn (der Vertebraten) verbundenen Sinnesorgane gleichgestellt, um die Identität jener beiden nervösen Centralorgane zu erweisen, dann wieder werden diese Sinnesorgane allein deshalb als gleichwerthig angesehen, weil sie dorsal stehen und dem Gehirn angehören sollen.

Der dritte Grund ist der schwächste von allen: er ist eben einfach falsch. Das heisst im Sinne seines Autors; denn dieser nimmt offenbar an, die Medullarplatten lägen bei den Gliederthieren und Gliederwürmern dorsal, und es entstünden ausschliesslich aus ihnen die dorsalen Schlundganglien. Nun habe ich meinerseits noch nichts Sicheres gelesen über Entstehung von dorsal liegenden Medullarplatten aus dem Ectoderm der Gliederthiere, wohl aber von ventral liegenden, aus denen nach den übereinstimmenden Berichten der verschiedensten Beobachter die Bauchganglienkette in änlicher Weise aus dem Ectoderm hervorgeht, wie bei den Wirbelthieren das Rückenmark. Dagegen wissen wir bis jetzt so gut wie nichts über die Entstehungsweise des sogenannten Gehirns der Gliederthiere und Anneliden; die wenigen hierauf bezüglichen Bemerkungen werde ich unten genauer besprechen. Thatsächlich entstehen nun dennoch die dorsalen Schlundganglien der Anneliden aus Medullarplatten, aber aus denselben, aus welchen auch das Bauchmark hervorgeht, und es lässt sich (einstweilen nur für die Anneliden) entwicklungsgeschichtlich nachweisen, dass das sogenannte Gehirn der Gliederthiere (nach Gegenbaur u. A.) wenigstens zum

---

Arenicola trägt die Gehörblasen im Kopfglied.

Die Larve von Terebella conchilega (Claparède, Beobachtgn. u. Anat. u. Entwicklg. 1863 p. 65) hat zwei Gehörkapseln an der Bauchseite des vierten Körpersegmentes, die später verschwinden, die von Terebellides Stroemii nur eine im Kopfe nach Willemoes-Suhm (Z. f. w. Z. 1871, Bd. 21, p. 393, T. XXXII) Fig. 25).

2) Gliederthiere.

Augen an der Bauchseite bei Euphausia (Semper, Reisebericht, Z. f. w. Z.), welche von den Bauchganglien innervirt werden.

Gehörblasen am Schwanze bei Mysis und andern Krebsen.

Gehörorgane von eigenthümlichem Typus: Beine vieler Heuschrecken.

Alle diese Organe werden nicht vom Gehirn, sondern von Ganglien des Bauchmarks innervirt.

Theil nichts anders ist, als ein vom Bauchmark aus nach oben über den Schlund hinübergewachsenes Bauchganglienpaar. Ehe ich den Beweis für diese Behauptung liefere, muss ich zuvor noch einige andere Punkte kurz berühren.

Selbst nämlich, wenn es Andern gelungen wäre, die Entstehung der dorsalen Schlundganglien aus dorsal liegenden Medullarplatten und ihren Gegensatz zu dem durch ventrale Medullarplatten entstehenden Bauchmark nachzuweisen, so würde dies meiner Ueberzeugung nach gar Nichts gegen Leydig's und meine Auffassung von der Identität des Bauchmarks und Rückenmarks beweisen. Denn es wären dann zwei Medullarplatten vorhanden, von denen es nach ihrer Entstehung aus dem Ectoderm und ihrer späteren Umbildung in die betreffenden Theile des centralen Nervensystems zweifelhaft bleiben müsste, welche derselben (morphologisch) die dorsale, welche die ventrale sei. Die Entstehung des Nervensystems selbst gäbe dann keinen Aufschluss, ebensowenig die Verbindung mit den Sinnesorganen; diese Unsicherheit würde endlich noch vermehrt durch die Thatsache, dass der Seitennerv bei den Amphibien, wie Götte gefunden hat, und bei Selachiern, wie ich hier auf Grund zahlreicher Beobachtungen wiederholt mittheile, direct durch Verdickung aus dem Ectoderm hervorgeht. Dadurch wird überhaupt der Werth der Entstehung der centralen nervösen Theile direct aus dem Ectoderm für die morphologische Vergleichung im Allgemeinen sehr herabgedrückt. Man sähe sich daher zur Fällung eines Urtheils über diese Frage ausschliesslich auf die Lagerungsbeziehungen der zwei Hauptabschnitte des Nervensystems der Gliederthiere zu den übrigen Organen angewiesen. Diese aber ergäben, wie ich früher schon erörtert habe, nachher aber noch einmal weitläufiger auseinandersetzen will, als unabweisbares Resultat die Identification des Bauchmarks mit dem Rückenmark. Nur über die morphologische Bedeutung des dorsalen Schlundganglions könnten Zweifel und verschiedenartige Auffassungen bestehen.

Es wären in Bezug auf den letzteren Punkt drei Fälle denkbar. Entweder hätten die Wirbelthiere in ihrem Nervensystem nirgends Theile, welche dem dorsalen Schlundganglion zu vergleichen wären; dann wäre dies letztere ein speciell für die Gliederthiere und Anneliden charakteristisches Organ. Oder es wäre zweitens möglich, dasselbe in typischer Gestaltung auch bei Wirbelthieren aufzufinden; dann hätte man bei diesen letzteren einen wirklichen Schlundring nachgewiesen. Oder es könnten drittens Theile im Gehirn der Wirbelthiere vorhanden sein, welche dem dorsalen Schlundganglion entsprächen, doch aber in ihrer typischen Lagerung hinreichend abwichen, um es nicht zur Bildung eines Schlundringes kommen zu lassen.

Den ersten Satz würden die Dogmatiker der neuern Schule aufs

Lebhafteste bestreiten, da sie ja gerade nur im oberen Schlundganglion der Insecten das Gehirn und Rückenmark der Wirbelthiere wiederfinden. Ich selbst glaube auch nicht an seine Richtigkeit; unter keinen Umständen wäre er im Augenblick als richtig zu erweisen. Ich gebe ihn daher willig preis und nehme unbedingt an, dass wirklich das sogenannte Gehirn der Insecten und Anneliden einem Theile des Wirbelthiernervensystems entsprechen müsse.

Es blieben somit zur Discussion nur der zweite und dritte Satz. Bestünde der bisher angenommene morphologische Gegensatz zwischen dorsalem und ventralem Schlundganglion bei Anneliden und Gliederthieren, so hätte man unbedingt auch bei Wirbelthieren nach einem Schlundring zu suchen. Bestünde aber jener Gegensatz nicht, so wäre das Vorhandensein eines Schlundringes bei Wirbelthieren auch keine Nothwendigkeit.

Für die erste These dieser Alternative hatte ich mich — fussend auf dem Dogma des Gegensatzes zwischen den zwei Ganglienpaaren des Schlundringes — in einer früheren Arbeit entschieden, und ich hatte allerdings nur ganz flüchtig darauf hingedeutet, dass mit Schneider vielleicht in den Ganglienpaaren des n. hypoglossus und glossopharyngeus die fehlenden Ganglien des Schlundringes zu suchen seien. Voraussetzung dieser Vergleichung war die Möglichkeit, dann auch den Mund der Insecten und Anneliden dem der Vertebraten gleichzustellen. Dohrn nahm die von mir zuerst geäusserte und durch Beobachtungen begründete Ansicht von der Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Anneliden auf, und er kam gleichfalls dazu, bei jenen nach einem Schlundring zu suchen. Aber er beantwortete diese Frage in ganz anderem Sinne, als ich. Dohrn setzte voraus, dass die wurmartigen Stammväter der Vertebraten einen Schlundring besessen, aber ihn bei ihrer allmähligen Umbildung in diese verloren hätten dadurch, dass der Munddarm nicht mehr, wie früher, das Gehirn durchbohrte, sondern an ihm vorübergehend auf die entgegengesetzte Körperseite gerückt sei; er nimmt jetzt an, die Rautengrube sei Rest einer früher bestandenen Durchbohrung des vierten Ventrikels, während er früher diese Durchbrechungsstelle des Gehirns in der hypophysis cerebri gesucht hatte. Für diese letztere Ansicht sprachen immerhin einige Eigenthümlichkeiten in der ersten Entstehung und Umbildungsweise des Munddarms; jene erste ist in allen ihren Stücken nur eine willkürliche, durch keine einzige Thatsache der vergleichenden Morphologie unterstützte Annahme. Ueber solche Hypothesen hat man das Recht, mit dem trivialen Satze „kann sein, kann auch nicht sein“ ohne Weiteres zur Tagesordnung überzugehen, es dem Autor überlassend, sie durch Beobachtungen zu stützen und als richtig oder wahrscheinlich zu beweisen.

Ich zweifle indess, dass ihm dies gelingen möchte; denn ich glaube jetzt im Stande zu sein, zu zeigen, dass gar keine Nöthigung zum Suchen eines Schlundringes vorliegt, trotzdem aber die vollständigste Homologie des ganzen Schlundringes mit dem Gehirn der Vertebraten, des Bauchmarkes mit dem Rückenmark der letzteren durch Beobachtungen nachzuweisen ist. Mit diesem Versuch gebe ich zugleich auch die frühere Annahme der Schneiderschen Hypothese von einem Schlundring bei Wirbelthieren auf, ohne freilich damit zu sagen, dass nicht doch einmal ein solcher nachgewiesen werden möge. Für mich besteht einstweilen keine Nothwendigkeit, nach einem solchen zu suchen, da ich, wie gesagt, im Stande zu sein glaube, den Leydig'schen Satz von dem durch den Schlund durchbohrten Gehirn der Gliederthiere als annähernd richtig zu erweisen, wenngleich er in seinen Einzelheiten nicht unwesentlich modificirt werden muss, zugleich aber auch zu zeigen, dass das Suchen nach einem wirklich vorhandenen Schlundring bei Wirbelthieren völlig überflüssig ist.

Es existirt nämlich factisch der bisher angenommene typische Gegensatz zwischen dorsalem und ventralem Schlundganglion der Anneliden gar nicht: es ist das erstere in der That, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, zum Theil nichts weiter, als ein von der Neuralseite her um den Schlund auf den sogenannten Rücken gerücktes ventrales Ganglion! Dies durch ausführliche Schilderung meiner bisherigen in dieser Beziehung angestellten Untersuchungen zu beweisen, soll Aufgabe des jetzt zu beginnenden zweiten Abschnittes sein.

II. Abschnitt. Die morphologische Bedeutung des Nervensystems der Anneliden.

§. 4. Einleitende Bemerkungen über das Nervensystem der Anneliden und seine Structur im Allgemeinen.

Das Nervensystem der Anneliden (unter Ausschluss der Sipunculiden, Nemertinen und Myzostomum) ist ein, und zwar in hohem Grade gleichförmig gegliedertes. Im Kopfgliede liegt ausnahmslos der Schlundring; sein dorsales Ganglion giebt die Augen- und Fühler-Nerven ab, sein ventrales setzt sich fort in eine Bauchganglienkette, deren einzelne Anschwellungen oft sehr regelmässig den Segmenten des Körpers entsprechen. So weitgehende Reductionen und Verschmelzungen der typisch isolirten Ganglienpaare, wie sie bei den Gliederthieren vorkommen, treten bei echten Anneliden nie ein; Abweichungen vom typischen Schema sind indessen auch hier nicht selten.

Verschmelzungen scheinen vorzugsweise am Kopf- und Schwanzende

vorzukommen; bei vielen Anneliden (Naiden, Chaetogaster, Serpula, Hirudineen etc.) ist das Bauchganglion des Schlundringes nicht scharf oder kaum getrennt von den Ganglien der nächsten Glieder; bei den echten Blutegeln sieht man das grosse Ganglion des Hinterleibssaugnapfes als entstanden aus der Verschmelzung mehrerer ursprünglich isolirter Ganglienpaare an. Bei einigen Anneliden sollen selbst die Ganglien des mittleren Körpertheiles einander berühren, sodass bei ihnen von einer eigentlichen Ganglienkette kaum die Rede sein könnte. Diese Form des Bauchstranges liesse sich vielleicht als Uebergang zu dem gänzlich ungegliederten Nervensystem der Sipunculiden auffassen.

Durch Trennung der einzelnen, je ein Ganglienpaar bildenden Hälften oder Theile entsteht eine andere Form des Nervensystems: das sogenannte Strickleiternervensystem (Serpula, Sabella). In den Lehrbüchern findet sich noch eine dritte Form des Annelidennervensystems angegeben, die von Malacobdella. Nach Gegenbaur soll für diese Form charakterisisch sein, dass zwei einzelne ganglientragende Nerven seitlich am Körper gelegen nur vorn und hinten durch eine Quercomissur verbunden seien. Ich weiss nicht, ob dieser Zoologe für seine Angabe, es fände sich im Saugnapf eine Comissur zwischen den zwei letzten Ganglien, eine andere Quelle hat, als Blanchard, welcher der einzige Zoologe ist, der bisher über Malacobdella ausführlich geschrieben hat. Blanchard sagt von einer solchen hinteren Comissur kein Wort. — Ich selbst habe kürzlich die Malacobdella grossa O. F. Müller aus Cyprina islandica in zahlreichen Exemplaren zu untersuchen Gelegenheit gehabt. Ich kann hiernach aufs Bestimmteste versichern, dass die nordische Malacobdella gar keine Hirudinee, sondern eine echte, rüsseltragende Nemertine ist, und dass ihr Nervensystem sich auf's Engste an das der typischen Nemertinen anschliesst. Es fehlen ihr alle Ganglienknoten; die Ganglienzellen bilden einen gleichmässigen Belag um die seitlichen Nerven herum, wie bei allen Nemertinen. Diese Schneider'sche[1]) Angabe kann ich durchaus bestätigen. Gehört dies Thier in dieselbe Gattung, wie das von Blanchard untersuchte, so hat dieser Forscher dasselbe fast in allen Einzelheiten seines Baues gründlich verkannt.

Man fasst gewöhnlich das Strickleiterbauchmark als die primitivere Form, die einfache Ganglienkette als die höhere, aus jener abgeleitete auf; man stützt diese Ansicht auf die Angabe, dass bei jungen Hirudineen das Nervensystem die Strickleiterform besitzen, bei alten die eigentliche Ganglienkette vorkommen solle. In wie weit diese theoretische Auffassung berechtigt ist, wird später untersucht werden.

---

[1]) Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen, 1873, p. 33.

Das dorsale Schlundganglion scheint niemals zu fehlen. Ich darf indessen nicht verschweigen, dass ich es bis jetzt bei einem allerdings sehr kleinen und ungünstigen Aeolosoma aus Kissingen vergeblich gesucht habe.

Gänzlich abweichend ist das ungegliederte Nervensystem der doch deutlich segmentirten Nemertinen; es besteht aus einem dorsalen Schlundring und zwei seitlichen, ganz getrennten von diesem entspringenden Hauptnerven. Die vorliegenden Beobachtungen geben kaum Anhaltspunkte für eine hypothetische Verknüpfung desselben mit dem der echten Ringelwürmer; doch muss bemerkt werden, dass die beiden seitlichen Nervenstämme mitunter ganglionäre Anschwellungen zeigen sollen. Diese Form, sowie die womöglich noch mehr vom Typus abweichende Gestalt des Nervensystems von Myzostomum und einiger anderer abweichender sogenannten Würmer müssen wir von der später anzustellenden vergleichenden Untersuchung ausschliessen.

Ueber die feinere Structur der einzelnen Ganglienpaare wissen wir Genaueres eigentlich nur durch Leydig. Wir verdanken ihm den allgemein geführten Nachweis, dass überall das Gedoppeltsein der ganglionären, wie der faserigen Theile zu erkennen sei; selbst dann, wenn, wie bei den Oligochaeten, jedes Ganglion ganz einfach zu sein scheint. Bei den meisten Hirudineen und Oligochaeten besteht nach Leydig[1]) jedes Ganglion aus drei Theilen: zwei seitlichen, welche beständig von einander getrennt sind, und einem mittleren, an der Bauchfläche der beiden Nervenstränge liegenden, dessen Zusammensetzung aus zwei symmetrischen Hälften nach Leydig's Abbildung (l. c. Taf. I, Fig. 8 D. von Piscicola respirans) nur durch die zwei senkrecht aufsteigenden getrennten Nervenfaserzüge angedeutet ist. Bei Lumbricus läuft nach Leydig[2]) ein Belag von Ganglienzellen continuirlich auf der ganzen Bauchfläche des Nervenstranges fort; seiner Lage nach ist er entschieden der von Leydig zuerst gesehenen mittleren ventralen Abtheilung eines Ganglion's der Hirudineen zu vergleichen.

Diese bei Lumbricus scheinbar unpaare Lage von Ganglienzellen gewinnt durch die im nächsten Paragraphen mitzutheilende Entstehungsweise eine ungeahnte Wichtigkeit: sie ist, um das wesentlichste Resultat gleich vorweg zu nehmen, dem Centralnervensystem der Wirbelthiere zu identificiren, während die beiden seitlichen Ganglien, zwischen welchen die durch eine Quercomissur verbundenen Nervenstränge verlaufen, den Spinalganglien der Vertebraten gleichzustellen sind. Der Beweis hierfür kann erst später erbracht werden. Die Wichtigkeit dieser unerwarteten Auf-

---

[1]) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers u. Tafeln zur vergleichenden Anatomie.

[2]) Leydig l. c Taf. III, Fig. 8 k; Taf. I. Fig. 8 D.

klärung zwingt mich auch bei anderen Anneliden die Structur des Bauchmark's zu untersuchen; ich berichte hier kurz über die in dieser Richtung bisher gewonnenen Resultate, indem ich mir ausführlichere, durch Abbildungen belegte Beschreibungen einem andren Aufsatz vorbehalte.

Vorher muss noch der von Faivre entdeckte sogenannte intermediäre Nerv der Blutigel kurz erwähnt werden. Ich glaubte eine Zeitlang, ihn auf die oben erwähnte mittlere unpaare Abtheilung der Ganglien beziehen zu können; aber dem widersprechen einmal die gleichlautenden Angaben Leydig's und Faivre's [1]), dass er nie mit Ganglienzellen in Verbindung tritt, zweitens die Thatsache, dass gerade bei den Hirudineen jene unpaare Ganglienmasse recht stark entwickelt ist, nie aber in den intermediären Nerv übergeht; drittens endlich, dass er den Lumbricinen fehlt, während die unpaare centrale Ganglienmasse hier immer vorkommt. Seine Bedeutung ist also nur durch die Entwicklungverhältnisse der Hirudineen selbst zu enträthseln.

§. 5. Vergleichend-morphologische Bemerkungen über das Nervensystem der Anneliden.

Bekanntlich stellt man das sogenannte Strickleiternervensystem von Sabella und Serpula dem einfachen Ganglienstrang, wie er Lumbricus, den Blutegeln, Nereiden, kurz den meisten Anneliden zukommt, gegenüber. So abweichend jenes aber auch zu sein scheint, so ist doch im Grunde der Bau typisch derselbe: es lässt sich, zum Theil schon durch die Angaben Leydig's und Claparède's, zeigen, dass in allen Ganglienketten der Anneliden ohne Ausnahme dieselben drei Ganglienknotenreihen zu erkennen sind, wie sie zuerst bei Oligochaeten und den Blutegeln nachgewiesen wurden. Die Abweichung des Strickleiternervensystems von dem gewöhnlichen besteht nun blos darin, dass hier das mittlere Ganglion in seine zwei typischen Hälften auseinandergezogen ist, sodass also jedes Ganglion je eines seitlichen Nervenstranges bei den Serpuliden aus dem Spinalganglion und einer Hälfte des centralen besteht. Die theoretische Verwerthung oder Deutung dieser Thatsache wird erst später gegeben werden können; hier handelt es sich zunächst nur darum, durch vorläufige Mittheilung meiner Beobachtungen jenes Factum sicherzustellen und zugleich einige andere bedeutungsvolle Eigenthümlichkeiten des Annelidennervensystems zu beschreiben. Eine ausführliche Schilderung der nun folgenden Beobachtungen muss ich auf gelegeneren Ort und Zeit verschieben.

---

[1]) Faivre, Etudes sur l'Histologie comparée du systéme nerveux chez quelques Annélides. Ann. d. Sc. nat. 4 Sér. Vol. VI. 1856. p. 29.

I. Anneliden mit einfachem Bauchmark.

Die Mehrzahl aller Ringelwürmer gehört zu dieser Gruppe, aus der ich selbst folgende Gattungen bis jetzt habe untersuchen können. Fast alle Oligochaeten, alle Hirudineen, dann Nereis, Ammotrypane, Terebella, Syllis, Polynoe, Arenicola, Capitella, Maldane, Eunice, Nephthys, Goniada. Bei allen ohne Ausnahme finden sich auf Querschnitten eines Ganglions die drei oben erwähnten Abtheilungen; die beiden Nervenstämme verschmelzen nie vollständig, wie das Leydig schon besonders hervorgehoben hat. Mitunter ist das mediane Ganglion, so bei Piscicola nach Leydig [1]), von den beiden seitlichen getrennt; viel häufiger scheint es indessen, wie vollständige Querschnittsreihen lehren, durch zwei schmale seitliche Zellbrücken (Taf. VIII, X, Fig. 1n.) mit jenenver bunden zu sein. Solche seitliche Vereinigung der drei Abtheilungen eines Ganglions habe ich bei folgenden Gattungen erkannt: Nais, Clepsine, Nephelis, Terebella, Ammotrypane, Nereis, Eunice, Polynoe, Ammotrypane, Sabella, Pectinaria etc.

Bei vielen Anneliden sind sicherlich die einzelnen, den verschiedenen Segmenten angehörenden Ganglien von einander getrennt und nur durch, aus Nervenfasern bestehende Längscomissuren verbunden; die Zahl derjenigen Arten indessen, bei welchen eine solche Längstrennung der centralen Ganglien nach den Segmenten nicht erfolgt, scheint trotzdem nicht gering zu sein. Leydig giebt an, dass bei Lumbricus der mediane Ganglienzellenbelag ohne alle Unterbrechung durch den ganzen Wurm hindurchgeht. Dies kann ich bestätigen. Das gleiche Verhalten habe ich ferner bei folgenden Gattungen gefunden: Arenicola, Terebella, Capitella, Ammotrypane, vielleicht auch Maldane. Nach den allerdings in dieser Beziehung nicht ganz zuverlässigen Angaben Claparède's, die ich mit Mühe aus seinen verschiedenen Annelidenwerken herausgesucht habe, käme ein solcher ventral gelegener durchgehender Ganglienzellstrang vielleicht auch der nicht von mir untersuchten Gattung Dasybranchus zu.

Ich halte es für überflüssig, die hier angegebenen Verhältnisse genauer zu beschreiben und durch zahlreiche Abbildungen zu erläutern; ich verweise in dieser Beziehung auf die schönen und sorgfältigen Darstellungen Leydig's und Claparède's. Dagegen muss ich ausführlich gewisse auffallende Abweichungen in Lage und Structur beschreiben, die theils neu, theils wenig bekannt sind und in einigen Gattungen an erwachsenen Thieren, sowie am Hinterende noch nicht ganz ausgewachsener oder mitunter selbst schon erwachsener d. h. geschlechtsreifer Thiere von mir durch die Querschnittsmethode festgestellt worden sind.

---

[1]) Leydig, Tafeln z. vergl. Anatomie.

1) Terebella sp. von Helgoland. Ich hielt das untersuchte Exemplar für ein junges Thier von Terebella conchilega, es hatte jedoch reife Eier in der Leibeshöhle und da die Structur ganz ungemein abweicht von derjenigen der gewöhnlichen Species, so muss ich die hier untersuchte Art für eine zweite, leider nun namenlose, halten. Auf dem Querschnitt vom Vorderende oder dem Mittelkörper sieht man ausserhalb der dünnen Ringmuskelhaut das Bauchmark liegen. Der Querschnitt desselben ist sehr eigenthümlich. Die beiden Längsnervenstämme sind in der Mittellinie so verschmolzen, dass sie kaum mehr als gesondert betrachtet werden können; sie zeigen in derMitte eines Ganglions, wo die Seitennerven abtreten, zwei paarige Vorsprünge; der eine, mehr stumpfe, tritt nach unten (gegen die Epidermis), der andere gegen die Leibeshöhle zu. Innerhalb dieses Querschnittes sieht man verschiedene Faserzüge, welche theils quer zu verlaufen scheinen, theils von der centralen Ganglienzellmasse nach beiden Seiten schräg nach oben und aussen sie durchsetzen. In der tiefen äusseren Einbuchtung der Fasermasse liegt genau symmetrisch das centrale Ganglion; nach beiden Seiten geht es über in eine schmale Zellbrücke, welche an die seitlichen Ganglien herantritt. Aus diesen beiden tritt jederseits ein starker Nerv hervor, welcher ursprünglich, wie die Ganglienkette, ausserhalb der Musculatur verläuft. Die Zellen aller drei Ganglien sind ungemein klein und ziemlich gleich gross. Einzelne Zellen scheinen von dem centralen Ganglion aus fast durch die ganze Fasermasse der Längsnerven zu dringen; bei der Kleinheit der Elemente liess sich indess keine völlige Sicherheit darüber gewinnen, ob diese Zellen nicht vielmehr einem bindegewebigen System angehörten, welches genau in der Mittellinie vom centralen Ganglion entspringend, die beiden Längsnerven von einander scheidet. Auf einem Querschnitt zwischen je zwei seitlichen Nerven fehlen die beiden seitlichen Ganglien vollständig; dann greifen die unteren Hörner der Nervenfasersubstanz noch viel mehr um die centrale Ganglienzellmasse herum, welche hier fast noch an Masse zugenommen hat.

Was aber vor Allem auffallend ist, das ist die Lage des Nervensystems ausserhalb der Musculatur, zwischen dieser und der Epidermis. Diese letztere scheint hier geschichtet und sehr eigenthümlich gebaut zu sein; leider waren die Elemente nicht gut genug erhalten, um eine genauere Untersuchung zu gestatten. Dicht an die Ganglienmasse legte sich eine, durch eigenthümliche Faserzüge in Lappen getheilte, zellige Schicht mit grossen glashellen Zellen (oder Hohlräumen?), dazwischen fanden sich eigenthümliche Züge einer glasigen Masse, die fast an den Inhalt von Blutgefässen erinnerten; nach aussen zu traten dann kleinere Zellen mit schmalen Kernen auf und die Randzone wurde eingenommen von einer

Schicht schmaler Cylinderzellen, welche aber weder durch eine Muskellage, noch auch durch eine Basalmembran von jenen andern Zellschichten scharf geschieden war. Es liegt natürlich nahe, trotzdem in dieser letzteren nur die eigentliche Epidermis, und in den übrigen Zelllagen eine zellige Cutis zu sehen, wie sie ähnlich z. B. bei den Serpuliden vorzukommen scheint (s. unten). Andrerseits sprechen gegen diese Auffassung die Thatsachen, dass am hinteren Leibesende das gesammte Bauchmark doch in der geschichteten Epidermis selbst liegt; dass zweitens die Ganglienzellen ohne alle Unterbrechung in die wirklichen Epidermiszellen übergehen (obgleich die Fasersubstanz der Längsnerven noch immer vollkommen deutlich ist), und dass endlich drittens auch hier dieselben grossen blasigen Zellen zwischen den Epidermiszellen liegen, wie ich sie oben mit Zweifel als Cutiszellen besprochen habe. Die beiden Längsnerven lassen sich in der Epidermis liegend bis über den After hinaus verfolgen; am letzten Schwanzende verlieren sie sich ganz allmälig zwischen den Zellen der Epidermis; zugleich rücken sie immer näher aneinander heran.

Leider kann ich mit dem mir vorliegenden Material diesen Punkt nicht zur Entscheidung bringen. Soviel jedoch ist durch die mitgetheilten Beobachtungen festgestellt, dass wenigstens am Hinterende des Thieres das Nervensystem direct mit der Epidermis verschmilzt. Ob sich an dieser Vereinigung nur der centrale (ventrale) Zellenbelag oder auch noch die beiden seitlichen Zellgruppen betheiligen, liess sich nicht erkennen.

2) T e r e b e l l a c o n c h i l e g a. Grosses Exemplar von Helgoland. Das Nervensystem hatte ähnlichen Bau, wie bei der vorhergehenden Art; aber es lag i n n e r h a l b der Ringmusculatur und erst ganz hinten ging es in die Epidermis über. Bei dieser Art waren die zelligen Elemente, sowohl des Nervensystems, wie der Epidermis, noch viel kleiner und ungünstiger, als bei der vorhergehenden; die Epidermis war auch hier deutlich geschichtet.

3) T e r e b e l l a z o s t e r i c o l a. Diese Art steht, in Bezug auf das Nervensystem, zwischen den beiden vorhergehenden. Der Nervenstrang liegt in einem breiten Zwischenraum zwischen den beiden Neuralmuskeln, füllt ihn aber nur zum geringsten Theile aus; der übrigbleibende Raum wird eingenommen von einer eigenthümlichen lappigen Zellmasse, welche zweifellos mit der geschichteten Epidermis oder der zelligen Cutis zusammenhängt. Eine Ringmusculatur fehlt hier vollständig, dagegen sind hie und da Faserbalken (musculöser Natur?) angebracht, welche mehrfach sich kreuzend theils über, theils unter dem Bauchmark fortziehen, mitunter auch radial gegen die Epidermis zustreben. Die Comissuren des Schlundringes laufen nicht innen, sondern aussen um die Musculatur herum,

zwischen dieser und der Epidermis, mit ihren zelligen Theilen scheinbar der letzteren angehörend.

4) Hyalinoecia tubicola. Das Bauchmark liegt ganz innerhalb der Leibeshöhle, durch eine dünne, aber deutliche Ringmuskelschicht von der Epidermis getrennt. Der Schlundring tritt allmälig immer näher an die Oberhaut heran; das sehr starke dorsale Schlundganglion liegt ganz und gar zwischen Epidermis und Musculatur, so dass die Ganglienzellen hier direct in die der Epidermis überzugehen scheinen. Dicht neben dem mittleren Fühler stehen zwei eigenthümliche Organe in Form kugelförmiger Becher, die sich nach aussen zu öffnen scheinen; ihr Epithel ist geschichtet und in Continuität mit den eigentlichen Epidermiszellen; dem dorsalen Schlundganglion sitzen sie direct auf. Vielleicht sind diese Gruben, deren innerste Zelllage Wimpern trägt, den eigenthümlichen Wimpergruben gleichzustellen, welche bei manchen Anneliden (Capitella, Sabella, Eriographis etc.) am Kopfe vorkommen.

Mit dem Schlundkopf, welcher aus zwei deutlich gesonderten Hälften besteht, tritt auch der symmetrisch vorhandene vagus auf; seine Ganglien sind zum Theil sehr stark entwickelt; er setzt sich am Hinterlappen des dorsalen Schlundganglions an.

5) Maldane sp. Beide Hälften des Faserstranges des Bauchmarks sind hier so innig verschmolzen, dass man versucht sein könnte, ihn einfach zu nennen; eine genauere Untersuchung seines Faserverlaufs zeigt indessen doch die typische Zweitheilung[1]). Er liegt überall der Epidermis hart an, und seine Ganglienzellen sind stellenweise gar nicht von denen der Epidermis zu unterscheiden. Im Kopfe tritt er etwas mehr nach innen, ohne indessen je die Berührung mit der Epidermis aufzugeben. Der Schlundring endlich und das dorsale Schlundganglion liegen so vollständig in oder an der Epidermis, dass es gar nicht von dieser zu trennen ist.

Die andern bisher von mir selbst untersuchten Arten, deren Nerven-

---

[1]) Claparède meint, bei Myxicola infundibulum (Golfe de Nâples, III. p. 511) sei das scheinbar ganz einfache Bauchmark nicht entstanden durch eine „einfache Fusion zweier typischer Ketten, sondern vielmehr durch normale Atrophie einer derselben". Dies ist wohl ein Irrthum: eine solche einseitige Rückbildung eines symmetrisch angelegten Organs müsste nothwendig auch die abgehenden Nerven betroffen haben, was aber nicht der Fall ist. Genauere histologische Untersuchung wird sicherlich auch hier, wie bei allen Anneliden, die beiden Hälften des Faserstranges nachweisen. An dieser Auffassung kann auch die spätere Darstellung Claparèdes (Structure des Annélides Sédentaires p. 120—122) nichts ändern, da nicht der Versuch gemacht worden ist, den deutlich symmetrischen Ursprung der Spinalnerven mit der behaupteten Atrophie des einen Nervenstranges in Einklang zu setzen.

strang aus zwei dicht bei einander liegenden Hälften besteht, zeigen keine erwähnenswerthen Eigenthümlichkeiten. Nur bei Capitella capitata finde ich ein merkwürdiges Verhalten. Hier sind die zwischen zwei Ganglienknoten befindlichen Längscomissuren weit von einander getrennt, im Ganglion selbst vereinigen sie sich. Während aber im Kopf der Schlundring, das dorsale Ganglion und das Kopfbauchmark ganz in der Leibeshöhle liegen, getrennt von der Epidermis durch eine deutlich erkennbare Ringmuskelschicht und zwei schräge Sagittalmuskeln, liegen im Rumpftheil des Thieres die beiden Nervenstränge — solange sie nur Comissuren sind — ganz ausserhalb der Musculatur, direct in der Epidermis, im Ganglion aber wieder in der Leibeshöhle. Es treten dabei die Nerven, wenn sie das Ganglion verlassen, von innen nach aussen durch die Musculatur hindurch.

Mit diesen Angaben stehen ältere Beobachtungen von Claparède in Einklang. Es hat dieser, leider so früh verstorbene Forscher, gezeigt, dass in der Structur des Nervensystems eine viel grössere Mannichfaltigkeit herrscht, als man bisher angenommen hat. Es ist ferner durch meine Untersuchung einer ziemlich grossen Anzahl von Gattungen gezeigt worden, dass das Nervensystem mehr oder minder entschieden auch bei den geschlechtsreifen Thieren mit der Epidermis in Zusammenhang bleibt. Bald sind es nur die Comissuren des Rumpfes (Capitella), bald nur der Schlundring (Terebella zostericola) oder Schlundring und dorsales Ganglion (Hyalinoecia tubicola), welche zwischen Ringmuskel und Epidermis liegen und mit ihren zelligen Elementen direct in die der letzteren überzugehen scheinen; bald gehört das Nervensystem ganz der Epidermis an (Maldane sp.), bald ist es von ihr völlig getrennt (Nereis, Polynoe, Terebella conchilega etc.). Im letzteren Falle geht dann mitunter das Bauchmark am Afterende in die Epidermis über.

Wichtig ist auch die Bestätigung der schon von Claparède hervorgehobenen Thatsache, dass die verschiedenen Abweichungen in der Structur des Nervensystems gar keinen systematischen Werth besitzen; die nächstverwandten Arten — so z. B. die oben geschilderten drei Terebellen — unterscheiden sich oft sehr. Claparède hat gleichfalls gezeigt, dass die zu den Sabelliden gehörige Gattung Myxicola der Structur ihres Nervensystems nach in die Gruppe mit typisch entwickeltem Bauchmark gehört, während bisher das abweichende Strickleiternervensystem als für diese Familie besonders bezeichnend angesehen wurde.

II. Anneliden mit Strickleiterbauchmark.

Diese Form des Nervensystems kommt vorzugsweise bei den Serpuliden vor und sie unterscheidet sich von jener ersten vor Allem dadurch, dass

nicht blos die beiden Ganglien der Länge nach, sondern die Ganglienhälften selbst der Quere nach auseinander gezogen sind. In allen von Claparède und von mir untersuchten Fällen besteht jedes isolirte Ganglion aus zwei Theilen, dem äusseren, welches einem Spinalganglion der typischen Ganglienkette und einem unteren oder inneren, welches einer Hälfte des centralen Ganglions der letzteren entspricht. Die Entfernung der so getrennten Hälften des centralen Theils des Bauchmarks ist sehr verschieden, bei Eriographis lucullana sehr klein, bei Laonome Kröyeri treten die beiden Nervenstämme innerhalb des Ganglions fast zusammen, bei den echten Sabellen (Spirographis etc.) liegen sie wieder weiter auseinander. Eine vollständige Verschmelzung, resp. Nicht-Trennung der beiden Hälften kommt ferner nach Claparède bei Myxicola infundibulum vor. Dieser Ausnahme reiht sich andrerseits ein Beispiel echten Strickleiterbauchmarks in andern Ordnungen an: Polydora ciliata hat nach eigener Untersuchung ein echtes Strickleiternervensystem, dessen beide Hälften sogar viel weiter von einander getrennt sind — wenigstens verhältnissmässig —, als dies bei den meisten Serpuliden der Fall ist.

In allen Fällen aber stehen die von einander getrennten Hälften des centralen Ganglions miteinander durch eine Quercomissur in Verbindung.

In Bezug auf diese eigenthümliche Form des Bauchmarks sind drei Auffassungen möglich. Für die beiden Spinalganglien besteht keine Schwierigkeit, denn diese verschmelzen nie, sondern sie sind immer durch die Breite des Faserstranges von einander geschieden. Die Verschmelzung trifft eben nur das centrale Ganglion, welches im Strickleiternervensystem in seine zwei typischen Hälften zerfällt. Hierfür wäre eine dreifache Erklärung denkbar; man könnte erstlich annehmen — wie es mehrfach geschehen ist —, dass immer die Trennung das ursprüngliche Verhalten andeute; oder zweitens, dass sie gerade das später erworbene bezeichne, indem eine Zweitheilung und Auseinanderzerrung einer ursprünglich einfachen, aber aus zwei symmetrischen Hälften bestehenden Anlage erfolgt sei; oder endlich drittens, dass beide Typen nebeneinander in der Classe der Anneliden existirten d. h. also, dass in dem einen Falle die Trennung des Bauchmarks entstanden sei durch eine Spaltung einer symmetrischen einfachen Anlage und dass sie im andern nur ein Festhalten der ursprünglich getrennten Embryonalanlage des centralen Bauchmarks sei. Für diese letzte Möglichkeit glaube ich die später zu beschreibenden Bildungsvorgänge bei Nais und Chaetogaster anführen zu können — da in der That bei ihnen die beiden möglichen Entstehungsweisen neben einander existiren, also auch bei den übrigen Anneliden die eine nicht die andere auszuschliessen braucht.

Dies erschwert natürlich, wenigstens einstweilen, die Auffassung von der allgemeinen Bedeutung des Strickleiternervensystems. Man weiss, dass man dies letztere als eine mehr embryonale Form, die in sich geschlossene Ganglienkette als die höher entwickelte anzusehen geneigt ist. So lange ich nun ausschliesslich die Bildungsweise des Bauchmarks der Naiden kannte, wo sich eine aus symmetrischen Hälften bestehende, aber ganz unpaare Ectodermverdickung zum centralen Bauchmark umbildet, war ich geneigt, grade umgekehrt das Strickleiternervensystem als die abgeleitete Form anzusehen, entstanden durch eine Auseinanderzerrung der zwei Hälften des centralen Ganglions; grade so, wie bei den Naiden die Theilung der centralen ungegliederten Neuralanlage in einzelne Ganglien durch eine mechanisch bedingte wirkliche Trennung der ursprünglich zusammenhängenden Anlage entsteht. Aber die, wie mir scheint, unabweisbare Thatsache, dass bei Chaetogaster das Bauchmark durch Vereinigung zweier ursprünglich getrennter Anlagen entsteht, setzt die alte Deutung wieder in ihr Recht ein, ohne freilich die andre geradezu zu entkräften. Denn wenn dieselbe Form des einfachen Nervensystems auf zwei so sehr verschiedene Weisen entstehen kann, wie das bei Nais und Chaetogaster der Fall ist, so darf unmöglich andrerseits das Strickleiternervensystem nur auf eine Weise erklärt werden; man muss vielmehr versuchen, die Fälle festzustellen, in denen es einmal durch Trennung der beiden Hälften einer einfachen, aber symmetrischen Anlage, ein andres Mal aber durch einfaches Festhalten der ursprünglich schon vorhandenen Trennung entstanden sei. Es lässt sich dann weder die eine, noch die andre Form des Nervensystems als die eigentlich embryonale bezeichnen; sie sind es beide oder auch nicht.

Diese Frage jetzt schon zur Entscheidung zu bringen, fehlen mir einstweilen die Mittel. Ich unterlasse es daher auch, hier über die in dieser Richtung bisher angestellten Untersuchungen zu berichten, da ich hoffe, in nächster Zeit schon Gelegenheit zu endgültiger Erledigung zu bekommen.

III. Sympathicus und vagus der Anneliden.

Schliesslich muss ich noch Einiges über das sympathische Nervensystem bemerken. Man weiss, dass Leydig zuerst einen bei Anneliden vorkommenden vagus von einem sympathicus unterschied; jener sollte nur den Vordertheil des Darmes, den Schlundkopf etc. versorgen und vom dorsalen Schlundganglion oder vom Schlundring entspringen, dieser dagegen aus Nerven des Bauchmarks entstehen und an der Unterseite des hinteren Darmabschnittes verlaufen. Diese letzteren Nerven kennt Quatrefages gar nicht;

sein sympathicus entpricht dem Leydig'schen vagus, da er selbst angiebt [1]), er gehöre ausschliesslich dem Rüsseltheil des Darmes an und endige am Magentheil mit einigen Fasern.

Ueber den Leydig'schen Anneliden-sympathicus habe ich keine eigenen Erfahrungen, dagegen kenne ich seinen vagus sehr gut, sowohl von Oligochaeten, wie Polychaeten. Ich kann für alle von mir bisher untersuchten Formen die Leydig'sche Angabe bestätigen, dass er ausschliesslich oder doch fast so dem Schlundkopf angehört; wenn seine hinteren Nerven doch einmal auf den eigentlichen Darm übergreifen, so endigen sie an diesem immer sehr früh.

Ebenso finde ich in Uebereinstimmung mit Quatrefages [2]), dass sein sympathicus — also der von Leydig als vagus gedeutete Nerv — bei den Sabellen und Terebellen sehr schwach entwickelt ist, bei den Serpuliden und bei Aonis aber gänzlich fehlt. Von den hier genannten Formen gehört Aonis zu den Nerinidae (nach Quatrefages), die andern sind sogenannte Kopfkiemer. Aonis habe ich selbst nicht untersuchen können. Bei echten Kopfkiemern aber (Sabella, Serpula etc.) finde ich am Kopfkiemenbüschel Nerven, welche mit dem dorsalen Schlundganglion in genau derselben Verbindung stehen, wie es der vagus am ausgestülpten Schlund einer Polynoe oder Nephthys thut. Man könnte daraufhin den Versuch wagen, die Tentakelnerven der Kopfkiemer mit dem echten vagus der Oligochaeten oder der Nereiden zu vergleichen, oder bei einer Gleichstellung derselben dann auch den Kiemenkranz einer Sabella mit einem Rüssel einer Nephthys oder Schlundkopf einer Nais zu identificiren. Die dabei sich ergebenden Schwierigkeiten — welche vor Allem darin gipfeln, dass ein vagus auch bei solchen Gattungen (Aonis) fehlen soll, welche der dem Schlundkopf aequivalenten Kopfkiemen entbehren — sind durch meine auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen nicht ganz zu beseitigen, weil ich bis jetzt überhaupt eine zu geringe Zahl von Gattungen erhalten habe, vor Allem aber Aonis nicht untersuchen konnte. Doch gehörte zu einem vollgültigen Nachweis der Richtigkeit dieses Vergleiches auch eine Untersuchung der Entstehungsweise der Kiemen bei den Sabellen und den verwandten Formen; denn sollen ihre Kiemennerven wirklich dem vagus der Nereiden gleichzustellen sein, so muss die Bildungsweise ihres Kiemenbüschels mit derjenigen des Schlundkopfes oder Rüssels wenigstens dem Typus der primären Anlage nach übereinstimmen.

---

[1]) Quatrefages, Histoire naturelle des Annélides, T. I, p. 84—87.

[2]) l. c. p. 86.

§. 6. Die Entstehung des Nervensystems bei Anneliden.

Die Entwicklungsverhältnisse des Anneliden-Nervensystems sind so gut wie unbekannt: wir wissen nur, dass die Ganglienkette aus einem der Bauchfläche angehörenden Keimstreifen hervorgeht. Ueber die Entstehung des dorsalen Schlundganglions liegen kaum Andeutungen vor.

Was zunächst die Bildungsweise der Ganglienkette betrifft, so rühren die ersten Angaben darüber von Grube[1]) her. Er sagt nur, dass derselbe aus dem bauchständigen Keimstreifen entstehe; über die ferneren histologischen Vorgänge giebt er nach dem Gebrauch der damaligen Zeit nur ungenügenden Aufschluss. In dem posthumen, durch Leuckart[2]) herausgegebenen Werke Rathke's über die Entwickelung der Hirudineen finden sich nur wenig tiefer dringende Beobachtungen. Das Wichtigste ist in dem hier wörtlich citirten Satz angegeben: „Wie bei Nephelis, so scheidet sich auch bei den Clepsinen ein jedes dieser Täfelchen (der Ursegmente des bauchständigen Keimstreifens nämlich) in zwei neben einander liegende Hälften, von denen die eine, die der Medianlinie des Körpers anliegt, zu einem Theile des Bauchmarkes wird, während sich die andere in ein plattes und dünnes Bündel quer verlaufender Muskelfasern entwickelt". Auch von Leuckart[3]) erfahren wir nur, dass die Bauchganglienkette aus dem Primitivstreifen entstehe. Es sind dies meines Wissens die einzigen Untersuchungen neueren Datums über Hirudineen; sie sind alle vor jener Periode gemacht, zu welcher man angefangen hat, in entschiedener Weise die Keimblättertheorie auf alle Wirbellosen anzuwenden. Wir dürfen uns daher nicht darüber wundern, wenn wir aus ihnen nichts über die Betheiligung des Ectoderms am Aufbau des Nervensystems lernen, und alle Beobachter sich damit begnügen, die Entstehung der Ganglienkette einfach aus Flächenbildern oder Zerzupfungspräparaten zu construiren.

Die einzige[4]) Andeutung, welche sich vielleicht auf eine Betheiligung

---

[1]) Grube, Untersuchungen über die Entwickelung der Anneliden. Königsberg 1844.

[2]) Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862.

[3]) Leuckart, Die menschlichen Parasiten. 1863.

[4]) Metschnikoff macht allerdings in einer vorläufigen Mittheilung Angaben über Clepsine (Beiträge z. Entwicklng. ein. nied. Seethiere. Bullet. Acad. St. Petersbourg, T. 15 1871, p. 502), die indessen ohne Abbildung nur schwer verständlich sind. Er spricht von zwei Blättern des Keimstreifens, von denen er das mehr äussere mit dem dritten einschichtigen dem oberen Blatte des Scorpions, also dem Ectoderm gleichstellt. Da nun aus jenem das Nervensystem hervorgehen soll, so würde hier eine Uebereinstimmung mit Kowalewsky vorliegen, aber ein Widerspruch gegen Leuckart und Rathke. Das zweite innere Blatt des Keimstreifens soll direct auf dem Dotter

der Ectoderms an der Bildung des Bauchstranges beziehen lässt, findet sich bei Leuckart. Er beschreibt [1]) in der Mittellinie zwischen den zwei Hälften des Primitivstreifens „eine helle Furche, die ziemlich bald von den sich rasch entwickelnden Längsfasern ein etwas streifiges Ansehen annimmt.“ Weiterhin sagt [2]) er dann: „die Entwickelung der Ganglien geht von dem Innenrande der einzelnen Felder (der Ursegmente) aus und geschieht dadurch, dass dieser zapfenförmig in die Längsfurche zwischen den beiden Hälften des Primitivstreifens hineinwächst, sich an den hier, wie erwähnt, schon früher vorhandenen Längsfaserstrang anlegt und schliesslich von der übrigen Zellmasse des Feldes abtrennt. Ein jedes Ganglion entsteht aber aus zwei Hälften . . “ Offenbar hat Leuckart keine Querschnitte gemacht; diese würden ihm vermuthlich gezeigt haben, dass zwischen den zwei, aus den mittleren Theilen der Ursegmente herstammenden Ganglienzellgruppen noch eine dritte unter dem medianen Faserstrange lag, welche den von Leydig zuerst bei Nephelis, Clepsine etc. gesehenen mittleren Ganglienzellen entsprechen würde.

Durch Kowalewsky [3]) werden diese Angaben vollständig verändert. Er sagt ausdrücklich [4]), dass die Angabe Rathke's, es entstünden die Ganglien aus den medialen Theilen des Keimstreifens, also aus dem mittleren Blatte, ganz falsch sei, da sie vielmehr „als paarige Verdickungen des oberen [5]) (i. e. äusseren) Blattes, welche beiderseits der Mittellinie liegen“,

---

liegen, dieses spaltet sich allein in Ursegmente, und es gehen aus ihm die äussere (vielleicht auch die innere, i. e. Entoderm) Schicht des Mitteldarmes, der sogen. Fettkörper und die Segmentalorgane hervor. Ueber Bildung der Musculatur sagt er nichts. Hiernach würde also das Mesoderm gänzlich aus dem Entoderm hervorgehen; dagegen geben andre Beobachter wieder ausdrücklich für die Gliederthiere an, dass der Keimstreifen d. h. also das Mesoderm sich aus dem Ectoderm abspalte. Es können, wie man sieht, auch die Metschnikoff'schen Beobachtungen, die wohl immer noch einer ausführlicheren Publication harren, in keiner Weise zur Entscheidung über den im Text hervorgehobenen Gegensatz der Anschauungen Kowalewsky's, Leuckart's und Rathke's dienen.

[1]) Leuckart l. l. p. 702.

[2]) Leuckart ibid. p. 703.

[3]) Kowalewsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. d. l'Acad. d. Sc. d. St. Petersbourg VII. Ser. T. XVI. 1871.

[4]) Kowalewsky, ibid. pag. 18.

[5]) Kowalewsky, ibid. Kowalewsky spricht in der hier angezogenen Arbeit beständig vom oberen Blatt, wo er hätte vom äusseren Blatte sprechen sollen; alle seine Angaben ohne Ausnahme, die er über Entwicklung des Nervensystems macht, beziehen sich ausschliesslich auf die bauchständige Ganglienkette. Dies erschwert natürlich das Verständniss sehr und kann oberflächliche Leser leicht irre führen, wie

auftreten. Diese Angabe macht er entschieden und nahezu gleichlautend für Euaxes und Lumbricus, zwei Gattungen, welche den Oligochaeten angehören, während die Rathke'schen Beobachtungen, sowie die von Leuckart und Grube, sich ausschliesslich auf Hirudineen beziehen. Es wäre also, wenngleich ungemein auffallend, immerhin möglich, dass die beiden extremen Angaben in ihrem Gegensatz zu Recht bestünden; das hiesse dann nur, dass bei den Hirudineen sich die Bauchganglienkette aus dem Mesoderm, bei den Lumbricinen aus dem Ectoderm entwickle.

Es wäre aber auch ebenso gut möglich, dass alle bisherigen Beobachter zum Theil Recht hätten, zum Theil auch Unrecht; es liesse sich denken, dass Kowalewsky ebenso gut an den Durchschnittsbildern die Betheiligung des mittleren Blattes am Aufbau der Ganglien, wie Rathke und Leuckart die des Ectoderms übersehen hätten. Diese Annahme könnte streng genommen nur durch Nachuntersuchung derselben Objecte als richtig bewiesen werden; die gleich mitzutheilenden Beobachtungen an knospenden Naiden machen sie indessen so wahrscheinlich, dass ich meinerseits glaube, einstweilen der Wiederholung der Untersuchungen Anderer entrathen zu können.

Noch viel ungenügender sind die Angaben über die Entstehung des sogenannten Gehirns d. h. der dorsalen Schlundganglien. Kowalewsky sagt in der angezogenen Arbeit kein Wort davon; er spricht zwar von einer Medullarplatte bei Lumbricus, aber es gehört in der That eine starke Phantasie [3]) dazu, in seiner Beschreibung auch nur die leiseste Andeutung zu finden, als hätte er aus diesen Medullarplatten das Gehirn entstehen sehen. Er bezieht dieselben vielmehr ausdrücklich auf die Bauchganglienkette, und er erwähnt, hier wie bei Euaxes, des Gehirns mit keinem Wort.

Bestimmter drückt sich Leuckart aus. Er sagt in seinem Parasitenwerk [2]): „Die Bildung des Gehirns geschieht unabhängig vom Primitivstreifen, durch Entwickelung eines Zellenstranges, der bogenförmig die Mundöffnung umfasst und sich an die vordern Ecken des Primitivstreifens anlegt, ohne

---

das Haeckel begegnet zu sein scheint, der in seiner Anthropogenie einen Durchschnitt durch einen Regenwurmembryo abbildet, welcher in allen wesentlichen Punkten falsch ist, und nach Kowalewsky gerade umgekehrt liegen sollte.

[1]) Ueber Entwickelung des Regenwurms haben auch noch Ratzel und Warschawsky (Z. f. w. Z. 1868, Bd. 18) geschrieben.

[2]) Leuckart, l. c. pag. 705.

[3]) s. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie p. 148: Eine dorsale Medullarplatte sondert sich . . . . zu einem allmählich in's Innere gelangenden Nervencentrum . . . . . "

jedoch gleich Anfangs damit in eine continuirliche Verbindung zu treten. Da derselbe überdies eine Anfangs nicht eben sehr beträchtliche Dicke besitzt, so kann man ihn leicht übersehen, bis die charakteristische Form des Hirns später ein Verkennen unmöglich macht. Allerdings tritt diese Form nicht gleich von Anfang an hervor. Man erkennt zunächst nur zwei einfache seitliche Anschwellungen, die rechts und links vor der Mundöffnung gelegen sind und durch eine ziemlich lange Comissur sowohl unter sich, als auch mit den jetzt hornförmig ausgezogenen Vorderenden der Unterschlundganglienmasse zusammenhängen. Die Lappenbildung am Hirn tritt erst später auf. Sie fällt ungefähr in dieselbe Zeit, in der auch die Unterschlundganglienmasse ihre ursprünglich einfache Form verändert."

Rathke drückt sich in Bezug auf das Gehirn von Nephelis gleichfalls recht bestimmt aus. Er sagt [1]: „Das Gehirn . . . . erschien mir, als ich es zuerst gewahr werden konnte . . . . unter der Form eines Halbgürtels oder Bogens, der auf der oberen Seite des Schlundkopfes lag, allenthalben eine gleiche und im Verhältniss zu seiner Länge ziemlich grosse Breite und Dicke hatte, und an seinen Enden abgerundet war. . . . . Bei Embryonen, die schon eine viel bedeutendere Grösse erlangt hatten, aber noch immer einen kugelförmigen Rumpf besassen, kam statt eines solchen Bogens ein offener und aus kleinen rundlich-eckigen Zellen bestehender Ring vor, der den Schlundkopf von oben her umfasste, und mit seinen mässig weit von einander abstehenden Enden in die ungefähr dreimal breiteren Bauchplatten überging. Der mittlere oder ursprünglich vorhandene und auf dem Schlundkopfe liegende Theil dieses Ringes war verhältnissmässig etwas breiter, als bei den jüngeren Embryonen, und von oben her etwas abgeplattet. Die seitlichen Theile desselben, die erst später sich gebildet hatten, waren dagegen strangförmig, etwas dünner als jener mittlere, und ungefähr dreimal dünner, als die Bauchplatten in der Nähe ihres vordern Endes."

Ich habe absichtlich diese Angaben Rathke's und Leuckart's wörtlich wiedergegeben, um dem Leser gleich die Ueberzeugung zu verschaffen, dass bei Keinem ein Wort von dorsalen Medullarplatten vorkommt, aus denen sich das Gehirn entwickeln könnte, und zweitens, dass Keiner von Beiden den Entstehungsort genau bestimmt. Man hört von ihnen nur, dass das Gehirn unabhängig vom Bauchstrang auftreten soll; ob es aus dem Mesoderm oder Ectoderm entstehe, erfährt man nicht. Der Eine, Rathke, lässt

---

[1]) Rathke, l. c. pag. 49 sqq. § 29.

es als Bogen auf dem Schlunde, der Andere [1]) in zwei seitlichen, nachher zu einem dorsal gelegenen Bogen verwachsenden Anschwellungen entstehen.

Diese Beobachtungen stehen mit meinen Erfahrungen über die Entstehung des sogenannten Gehirns bei knospenden Naiden theils in Widerspruch, theils in Einklang. Da ich diesen Punkt später ausführlich zu discutiren haben werde, unterlasse ich es hier, wo es mir nur darauf ankam, das meiner Ansicht zum Theil entgegenstehende Beobachtungsmaterial zu sammeln.

Andere brauchbare Untersuchungen über diesen Punkt sind mir nicht bekannt. Es stammen also, wie man sieht, alle Angaben über die Entstehung des sogenannten Gehirns bei Anneliden aus einer Zeit, zu welcher man weder die scharfe Unterscheidung der drei primitiven Keimblätter auch bei Wirbellosen übte, wie sie jetzt gebräuchlich ist, noch auch die einzige, brauchbare Methode der Herstellung von Querschnittsreihen in consequenter Weise anwendete. Wirkliche Beweiskräftigkeit können daher diese älteren Angaben erst dann erlangen, wenn sie durch neuere Untersuchungen bestätigt worden sind; und ein Zweifel an ihrer völligen Richtigkeit ist um so mehr gerechtfertigt, als sowohl Kowalewsky's, wie meine eigenen Untersuchungen, die mit den neuesten Methoden gewonnen wurden, gezeigt haben, dass alle früheren Beobachter die Betheiligung des Ectoderms am Aufbau der Ganglienkette der Anneliden gänzlich übersehen haben.

Die Angaben endlich, welche wir über die erste Entstehung [2]) des Nervensystems der Meeresanneliden besitzen, sind vollständig unbrauchbar. Das Einzige, das wir aus ihnen entnehmen können, ist die Thatsache, dass bei den freischwimmenden Larven sehr frühzeitig am Kopfpol zwei Augen auftreten; wie sie selbst und das sie innervirende Ganglion entstehen, ist gänzlich unbekannt. Ebensowenig liegen auch nur die bescheidensten An-

---

[1]) Leuckart's Worte sind mir nicht recht verständlich; ich weiss nicht recht, ob ich seine Meinung treffe, wenn ich sage, dass er den Hohlring auf dem Schlunde durch Verwachsung zweier vorher vorhandener, seitlicher Anschwellungen entstehen lässt.

[2]) In der ganzen, so reichhaltigen Literatur über Meeresanneliden finde ich nur einige gelegentlich gemachte Aeusserungen von Claparède über diesen Punkt. Sie sind aber so wenig erschöpfend, dass ich bekenne, nichts mit ihnen anfangen zu können; er sagt zwar z. B. in Bezug auf Terebella, dass das Gehirn dorsal entstehe; aber aus seiner Angabe, dass er die ersten Spuren desselben bei Larven mit sieben vollständig ausgebildeten Gliedern gesehen habe, geht hervor, dass ihm die ersten Vorgänge in der Bildung des Nervensystems völlig unbekannt geblieben sind. Die in diesem Punkt allein zum Ziel führende Methode der Querschnitte ist von ihm nie angewandt worden.

sprüche befriedigende Angaben über die Entstehung der Bauchganglienkette bei den Ringelwürmern des Meeres vor.

§. 7. Die Stellung der Frage.

Aus dem Vorangehenden ergiebt sich, dass wir die primäre Herkunft des sogenannten Gehirns bei den Anneliden eigentlich nicht kennen, und dass in Bezug auf die der Ganglienkette zweierlei diametral entgegenstehende Ansichten geäussert worden sind.

Diese Widersprüche und Gegensätze müssen versöhnt und ausgeglichen, die Lücken ausgefüllt werden, ehe sich eine Entscheidung über die eine zu Grunde liegende Frage geben lässt: welche Theile des Nervensystems der Anneliden dem der Wirbelthiere gleichzustellen seien. Wenn es wahr ist — wie Rathke und Leuckart wollen —, dass die Bauchganglienkette aus den Ursegmenten entstünde: so wäre sie höchstens, wofern man mit Leydig und mir die Vergleichbarkeit überhaupt zugiebt, mit der Spinalganglienkette der Wirbelthiere zu identificiren, da nur diese paarweise aus den Urwirbeln entstehen sollen. Ist dagegen richtig, was Kowalevsky ebenso entschieden behauptet, dass die Ganglienkette nur aus dem Ectoderm ohne Betheiligung der Ursegmente des Mesoderms entsteht, so wäre sie — die Vergleichbarkeit überhaupt zugegeben — nach den bisher vorliegenden Angaben ausschliesslich dem Medullarrohr der Wirbelthiere gleichzustellen. Will man endlich den Bauchstrang der Anneliden gänzlich von der Vergleichung ausschliessen, dem centralen Nervensystem der Vertebraten aber nur das dorsale Schlundganglion gleichstellen, so muss man für dieses letztere die Entstehung aus Medullarplatten nachweisen, welche ihrem ersten Ursprung nach dem Medullarrohr der Wirbelthiere zu identificiren wären. Dies letztere ist nach den fast ausschliesslich vorliegenden Beobachtungen Rathke's und Leuckart's nicht möglich, und die einzige scheinbar positive Angabe Beider, es entstünde das Gehirn auf dem Rücken, gestattet in keiner Weise den ganz willkührlich von gegnerischer Seite her stillschweigend gemachten Schluss, als sei eben wegen dieser — doch nur behaupteten, aber nicht entfernt erwiesenen — dorsalen Entstehung desselben die Identität mit dem Gehirn der Wirbelthiere bewiesen.

Es handelt sich hiernach um die drei Fragen: 1) aus welcher Embryonalschicht entsteht das dorsale Schlundganglion der Anneliden; 2) entwickelt sich die Bauchganglienkette nur aus dem Mesoderm (Leuckart, Rathke), oder 3) aus dem Ectoderm (Kowalewsky). Alle drei lassen sich zusammenfassen in der einen Frage: besteht entwicklungsgeschichtlich der bisher angenommene, und im ausgebildeten Thier so scharf ausgeprägte

Gegensatz zwischen dem dorsalen Schlundganglion und der Bauchganglienkette der Anneliden wirklich, oder nicht?

Entgegen dem zunächst liegenden Gedanken, diese Frage an den Entwicklungsvorgängen im Ei zu untersuchen, zog ich es vor, ihre Beantwortung auf anderem Wege zu versuchen. Ich ging von der Hypothese aus, welche Grundlage unserer modernen morphologischen Untersuchungen ist: dass kein Glied eines Thierkörpers auf zweierlei typisch verschiedene Weisen innerhalb homologer Gruppen entstehen könne. Das heisst im vorliegenden Falle: das sogenannte Gehirn und Bauchmark müssten trotz der verschiedenen Entstehungsweisen der Individuen immer an derselben Körperregion auftreten, es könnte das Gehirn nicht einmal am Bauche, ein anderes Mal auf dem Rücken gebildet werden, oder einmal aus dem Mesoderm, das andere Mal aus dem Ectoderm (vorausgesetzt, dass die Gliederung in die drei Keimschichten überhaupt früher aufträte, als die Abspaltung des Gehirns). Giebt man dies zu, so muss man auch annehmen, dass das dorsale Schlundganglion einer Nais, welche durch Knospung entstanden ist, nicht ventral gebildet werden könne, wenn es im Embryo dorsal aufträte, oder überhaupt, dass es auch bei der Knospung in ähnlicher Weise entstehen müsse, wie im Embryo.

Es liessen sich gegen diese hypothetische Grundlage allerlei Einwendungen machen. Die einzig gewichtige wäre, dass wir wissen, oder zu wissen glauben, gar manche Glieder des Thierkörpers entstünden in diametral entgegengesetzter Weise. Nach den Einen soll das Mesoderm aus dem Ectoderm, nach Andern aus dem Entoderm oder selbst gar durch secundäre Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Blätter entstehen. Ein einziger Beobachter giebt an, es bildeten sich die Spinalganglien der Vertebraten direct aus dem Centralnervensystem, während die Mehrzahl und die erprobtesten Untersucher sagen, dass sie Theile der Urwirbel, also des Mesoderms seien; das Medullarrohr entsteht bei Wirbelthieren bald durch Schliessung einer Rückenfurche, bald durch Aushöhlung eines soliden Zellstranges; das Entoderm selbst bald durch Einstülpung (echte Gastrula nach Häckel), bald durch Aushöhlung (gefälschte Gastrula Häckel). Genug der Beispiele. Sie erweisen, dass wir entweder die ersten Gliederungen der Keimblätter in ihre Ogane noch nicht recht verstanden haben — da wir sie einstweilen nicht auf gemeinsame und gleiche Anfänge zurückführen können —, oder dass in der That eine Homologie in dem gewöhnlichen Sinne des Wortes nicht durchführbar ist.

Ich meinerseits glaube nun allerdings, dass eine solche doch allmälig[1]) anzuerkennen sein, und dass damit auch die Möglichkeit der Aufstellung homologer Gliederungen innerhalb der ganzen Thierreihe gegeben werden wird; und weil ich dies annehme, glaube ich auch das Recht zu haben, die Entstehungsweise des Nervensystems der Anneliden — zunächst wenigstens — an den durch Knospung erzeugten Individuen verschiedener Naidinen zu untersuchen, ohne mich sonderlich darum zu kümmern, ob bei dem Embryo die identischen Vorgänge nachzuweisen seien oder nicht. Wer diese letztere Untersuchung für allein beweisend ansieht, zeigt damit nur, dass er im Grunde genommen die morphologische Verschiedenheit des dorsalen Schlundganglions für möglich hält, je nachdem das eine Zooid aus dem Ei, das andere aus der Knospe entstanden sei; und er würde, wenn es ihm gelänge, die als möglich angenommene Verschiedenheit in der Entstehungsweise des Gehirns wirklich als zu Recht bestehend nachzuweisen, damit nur bewiesen haben, dass nicht einmal unter Eltern und deren Kindern von einer Homologie eines ihrer wichtigsten Organe[2]) — des

---

[1]) Ich muss hier wiederholt und nachdrücklich darauf hinweisen, dass ich den Beweis wirklicher Homologie z. B. zwischen den Keimblättern verschiedener Thiere noch nicht als erbracht ansehen kann; das hindert aber nicht im Mindesten, dass man sie annimmt und nun als Ausgangspunkt neuer Untersuchungen benutzt, um festzustellen, ob die weitere Gliederung der als homolog angenommenen Blätter nun auch zur Erkennung von Homologien der mehr und mehr sich differenzirenden Glieder jener Keimblätter führt oder nicht. Gelingt es, durch jene hypothetische Annahme wirklich eine grössere Menge von Homologien festzustellen, als ohne sie, so wird dadurch natürlich die Wahrscheinlichkeit ihrer Richtigkeit gestützt, aber freilich nicht bewiesen. Der Beweis der morphologischen Identität der drei Keimblätter aller Thiere könnte weder hierdurch, noch durch eine Hypothese à la Gastraea oder die willkührliche Fixirung eines Furchungspoles nach Götte geschehen, sondern ausschliesslich durch den mittelst Beobachtungen gelieferten inductiven Nachweis, dass alle die verschiedenen Weisen der Blätterbildung nur Modificationen eines und desselben Typus seien. Diesen letzteren hat weder die Gastraea noch irgend eine andere Hypothese bis jetzt gefunden.

[2]) Durch eine neuere Kowalewsky'sche Untersuchung scheint dies in der That für die Ascidien bewiesen zu sein; er sagt ausdrücklich, dass aus dem äusseren Blatt der Knospe nur die Epidermis würde, das Nervensystem aber aus dem Entoderm entstünde. Mir scheinen seine Angaben nicht beweisend zu sein; seine Abbildungen lassen vielleicht auch eine andere Auffassung zu. Sollte sich indessen herausstellen, dass das, was Kowalewsky Entoderm nennt, wirklich Entoderm sei und seine Angaben über die Entstehung des Nervensystems aus demselben bei der Knospe vollständig richtig wären, so würde ich der Erste sein, der zugäbe, dass von einer auf genealogischen Zusammenhang deutenden Homologie der einzelnen Organe oder der Em-

Gehirns — gesprochen werden könne. Damit aber wäre die thierische Morphologie zu Grabe getragen.

Ich meinerseits fusse nun auf der entgegengesetzten Annahme, dass eine morphologische Identität wahrscheinlicher sei, als Mangel derselben; ich halte daher auch die bei der Untersuchung der Knospungserscheinungen gewonnenen Resultate für beweisend und ich überlasse die Mühe, ihre Unrichtigkeit durch die Untersuchung an Embryonen zu zeigen, denjenigen, welche Opposition à tout prix dem ihren Anschauungen Widerstrebenden machen, oder welche sich der wohl hoffnungslosen Aufgabe unterziehen wollen, die Lehre von den embryonalen Homologien bei den Thieren zu vernichten. Denn gelänge es Jemandem, zu zeigen, dass in dem speciellen, hier zu untersuchenden Falle, einmal das Gehirn durch Verdickung aus einer dorsal liegenden (Ectoderm-) Medullarplatte, das andere Mal, wie ich gleich zeigen werde, vom Bauche und den Seiten her aus dem Keimstreifen und aus einer seitlichen Neuanlage entstünde: so wäre damit der Beweis gegeben, dass in der That von einer morphologischen Vergleichbarkeit einzelner Glieder des Thierkörpers überhaupt nicht die Rede sein könne. Vorausgesetzt ist dabei, dass das angenommene Resultat wirklich bewiesen wäre, und dass es unmöglich sein müsse, die so erkannte diametrale Verschiedenheit in der Entstehung desselben Organs im Embryo und in der Knospe auf einen, beiden Vorgängen zu Grunde liegenden noch einfacheren Process zurückzuführen.

Bei der nun vorzunehmenden Untersuchung über die Bildungsweise des Nervensystems der Naiden bin ich indessen genöthigt, den Vorgang ihrer Knospenbildung nach allen Richtungen hin zu untersuchen, da sich ohne Bezugnahme auf die Entstehung auch anderer Organe keine vollständige Antwort auf jene Hauptfrage geben lässt. Es werden sich dabei eine

---

bryonalschichten nirgends mehr die Rede sein könne. Ganz das Gleiche habe ich auch gegenüber den Nitsche'schen Angaben über die Entstehung der Organe in den Bryozoenknospen zu sagen; auch diese scheinen mir, so wie sie liegen, zu keinem entschiedenen Ausspruche zu berechtigen. Auch die Leuckart'schen Beobachtungen über Echinorhynchen kann ich nicht für ganz beweiskräftig halten, da es mir nicht ausgemacht zu sein scheint, dass in der That die Zellschicht, die er Mesoderm nennt, auch wirklich solche sei. Die Schichtungsverhältnisse der Embryonen dieser Thiere scheinen mir nach seinen eingehenden Untersuchungen so eigenthümlich, dass ich meinerseits nicht wagen möchte, sie in der von Leuckart versuchten Weise zu deuten. Man könnte dann auch leicht z. B. bei den Ammen der Cercarien, speciell den Redien, dazu kommen, die Cercarien mit allen ihren Theilen als aus dem Mesoderm hervorgehend anzusehen, da sie aus einer Schicht der Amme entstehen, welche man ihrer Lagerung zwischen Darm und Muskelschicht nach als Mesoderm aufzufassen genöthigt ist.

Menge neuer, ungeahnter Beziehungen ergeben, welche theils die Blätterbildung, theils die Entstehung der Segmente und grossen Körperabschnitte bei Anneliden mit den homologen Theilen bei Wirbelthieren und Gliederthieren zu verbinden geeignet sind: Resultate, die zwar auch so schon verwerthet werden können, nach mancher Richtung hin aber der Erweiterung und Bestätigung bedürfen. Diese hier zu geben, war unmöglich, da ich mich sonst von dem eigentlichen Thema allzuweit hätte entfernen müssen; dieses Thema ist, ich wiederhole, der Versuch, den Beweis vollständiger morphologischer Identität vieler Organe der Vertebraten und der Anneliden durch die Untersuchung der Knospungserscheinungen bei den Naiden zu geben.

III. Abschnitt. Die Knospung der Naiden.

§. 8. Die Knospungserscheinungen von Nais proboscidea und barbata.

A. Historisches.

Der verdienstvolle O. F. Müller[1]) ist der erste Zoologe, welcher die Knospung der Naiden einer sorgfältigen Untersuchung unterzog. Thatsächlich haben alle neueren Beobachter, bei mannigfacher Erweiterung seiner Angaben, keine speciell neuen Thatsachen dem von ihm Gegebenen hinzuzufügen gewusst, und alle späteren Untersuchungen sind nicht im Stande, das Wesen des Vorganges weiter aufzuklären, als es schon Müller im Jahre 1771 gethan hat. Seine Hauptresultate sind (abgesehen von den ungemein sorgfältigen und vollständigen Detailangaben) folgende:

1) Bei Nais proboscidea bildet sich durch Verlängerung des natürlichen Afterendes, welches er „Aftergelenk" nennt, und durch Theilung dieser Verlängerung in einzelne „Gelenke" eine grössere Menge von Segmenten aus, die er alle als aus dem „Aftergelenk" entstanden ansieht; er giebt ferner an, dass das erste Glied am weitesten nach vorn zu liegt, und die jüngeren immer die hintersten sind. Dieses aus mehreren Gliedern bestehende „Aftergelenk" wird dann durch einen jenseits der Mitte des Aftergelenkes auftretenden schwärzlichen Querstrich getheilt und aus dieser Zone entsteht der Kopftheil des Thieres. Das vordere Thier aber hat auch wieder ein neues Aftergelenk erhalten, welches an das Kopfglied des alten anstösst; es wächst dasselbe abermals aus, und durch einen zweiten „schwärzlichen Querstrich" wird das zweite segmentirte Aftergelenk

[1]) O. F. Müller, Naturgeschichte einiger Wurmarten des süssen und salzigen Wassers. Neue Ausgabe. Kopenhagen, 1800. (Die erste erschien 1771).

wiederum in einen Kopf und in ein dem alten Thier zukommendes drittes Aftergelenk geschieden.

Dieser Vorgang wird von Müller als „Zeugung aus dem Aftergelenk" bezeichnet (p. 38), und er setzt dann ausdrücklich hinzu: „sie ist die gemeinste Art der Fortpflanzung der Naiden; es giebt eine andere, die beim ersten Anblick von dieser verschieden zu sein scheint, im Grunde aber dieselbe ist."

2) Auch die eigentliche Theilung hat Müller gekannt. Er habe, so sagt er, öfter Würmer von mehr als vierzig Gelenken besessen, bei denen keine Spur des „schwärzlichen Querstrichs", der so charakteristisch für die Zeugung aus dem Aftergelenk wäre, zu bemerken sei; eines der mittelsten Gelenke verlängere sich, dann trete der entscheidende Querstrich auf und nun trenne sich, nach Entwickelung eines Rüssels und der Augen, die Naide „fast in der Mitte in zwei". Und nun fügt er hinzu: „Dann, nach der gemeinsten Art der Fortpflanzung bildet sich der Kopf und entwickelt sich zugleich mit dem übrigen Leibe des neuen Wurms in dem After-Gelenke; hier aber erscheint er, oder die Anzeige der künftigen Trennung, erst alsdann, wann der übrige Theil des Leibes fast die völlige Grösse erhalten hat."

Weiterhin zeigt er dann durch seine Experimente, und drückt dies auch klar in Worten aus, dass bei N. proboscidea der Mutternaide durch die Zeugung aus dem Aftergelenke immer mehr Glieder (Gelenke) geraubt würden, sodass sie schliesslich bis auf 16 reducirt wird; dann wächst sie hinten wieder aus und nun tritt eine Theilung ein. Müller braucht dies letztere Wort allerdings nicht, aber es ist klar, dass er der „Zeugung aus dem Aftergelenk" denjenigen Vorgang der Vermehrung gegenübergestellt hat, den man allein als Theilung bezeichnen kann.

Auf dieser Anschauung fussen alle neueren Beobachter; sie führen sie im Detail mehr aus, so namentlich Minor und Tauber; aber Keinem gelingt es, die Andeutung von Müller, dass beide Vorgänge doch nur Varianten derselben Vermehrungsweise seien, als richtig zu erweisen. Auch mir ist dies nur durch gewisse Glücksfälle und die consequente Anwendung ganz moderner Untersuchungsmethoden gelungen.

B. Eigene Beobachtungen.

Untersucht wurden von mir vorzugsweise drei Arten: Nais barbata, Nais (Stylaria) proboscidea und Chaetogaster diaphanus. Angestellt wurde die Untersuchung theils in Kissingen, theils hier in Würzburg; dort wurden vorzugsweise ganze Thiere lebend oder in durchsichtig gemachten

Lackpräparaten untersucht oder zu späterer Untersuchung vorbereitet, hier in Würzburg hauptsächlich die durchaus nöthigen Schnittreihen angefertigt. Von Nais proboscidea habe ich bis jetzt reichlich 30 brauchbare und theilweise sehr gute Schnittreihen hergestellt, von Nais barbata über 40 und von Chaetogaster diaphanus mindestens 50.

Einige Worte über die vorhergehende Behandlung werden deshalb am Platze sein, weil ich glaube, diesmal ausnahmsweise der Methode der Präparation einen grossen Antheil am Erfolg zuschreiben zu müssen.

Bisher hat man die Knospung der Naiden immer nur an lebenden Thieren untersucht. Diese bieten sich dem Beobachter fast ausnahmslos vom Rücken oder Bauch dar; bringt man sie doch einmal in die Profillage, so sind sie meist schon so misshandelt, dass man so gut wie Nichts mehr sieht. Man kann indessen die Thiere zwingen, in der Profillage zu sterben: das Mittel ist für Naiden Chromsäurelösung von dunkelweingelber Farbe, der man gern etwa $^1/_{10}$ concentrirter Essigsäure zusetzen kann. Krümmen sich die Thiere im Sterben stark, so kann man durch zwei Nadeln, die man am Kopf und After an den Körper hält, die Streckung erzwingen. Bedingung für jedes gute Präparat ist möglichst rasches Sterben. Nach einer halben Stunde, bei starkem Essigsäurezusatz oft schon nach zehn Minuten, thue ich die Thiere auf 10–15 Minuten in gewöhnlichen Sammlungsspiritus, dann ebensolange in etwas stärkeren und dann in absoluten Alkohol. Die so zubereiteten Thiere lassen sich dann, da sie fast alle in der Profillage liegen, sowohl zu Lackpräparaten der zusammenhängenden Colonien — ohne vorherige Färbung —, als auch nach Färbung mit Carmin zur Herstellung von Querschnittreihen verwenden; der Zusammenhang der Knospen mit dem Mutterthier ist dann fast immer ein so inniger, dass man oft im Stande ist, durch mehrere, einer einzigen Colonie angehörende Knospungszonen Querschnitte zu legen.

Ich schliesse die ganz gefärbten Thiere in Paraffin ein, nachdem ich sie zuvor aus absolutem Alkohol in Terpentin gebracht habe. Dadurch werden die dunkelroth gefärbten Thiere durchsichtig genug, um bei schwacher Vergrösserung nach der Camera eine Profil-Zeichnung derjenigen Theile machen zu können, welche zu schneiden nothwendig ist. Dies ist durchaus nöthig, wenn man zu einem Verständniss der Querschnittreihen gelangen will; man muss unbedingt und genau von jedem Schnitt in der Zeichnung angeben können, wo er geführt wurde, da oft fundamentale Verschiedenheiten in der Structur auf Entfernungen von je $^1/_{30}$ — $^1/_{40}$ Millimeter (der Länge des Thieres nach) eintreten. Ich habe ferner ausnahmslos jedes Thier für sich geschnitten, und auch, wenn bei einem etwas stark gekrümmten Thier der Schnitt vielleicht zwei Querschnitte von verschie-

denen Körperstellen ergeben hätte, den einen weniger wichtigen Körpertheil vorher entfernt. Bei jeder meiner Querschnittreihen liegt eine Profilzeichnung bei, auf der ich da, wo jene mir sichere und brauchbare Resultate ergaben, die Schnittstellen bezeichnete. Das gleiche Princip habe ich bei meinen Zeichnungen angewandt; die Profilbilder sind den Umrissen nach getreu nach dem Object mittels der Camera gezeichnet; um die wichtigen Abtheilungen der Knospungszonen, und ihre Ausdehnung zu bezeichnen, habe ich eine conventionelle Schraffirung angebracht. Es entspricht dies nicht dem natürlichen Verhalten; aber zur Erleichterung des Verständnisses habe ich mir diese Freiheit gestattet. Auch glaube ich das Recht dazu zu haben, weil ich mir in wesentlichen Dingen völligster Treue bewusst bin, und weil ich weiss, dass eine mikroskopische Zeichnung immer conventionell d. h. subjectiv sein muss. Ich wage zu behaupten, dass kein Mikroskopiker je eine völlig getreue Zeichnung geliefert hat oder liefern kann. Ganz getreu können nur die Conturen sein; mikroskopisches Licht und Schatten sind mit den gewöhnlichen Zeichenutensilien des Mikrokopikers gar nicht wiederzugeben. In einer getreuen Umrisszeichnung Abschnitte, Flächen durch conventionelle Zeichen von einander abzusetzen, halte ich für erlaubt, ja in vielen Fällen, so hier, für geboten. Mir sind die Zeichnungen nur Erläuterungen für meine Beschreibung; den Beweis ihrer Richtigkeit erwarte ich nicht durch ihren Anblick — der Schein trügt oft —, sondern durch den Zusammenhang meiner Beschreibungen und Abbildungen, noch lieber durch Nachuntersuchung von Seiten Anderer geführt zu sehen.

Ich unterscheide mit Müller die beiden Vorgänge der „Zeugung aus dem Aftergelenk" und der Theilung; diese letztere bedingt jene, und ist genau, wie bei ihr, durch eine wirkliche Knospung neuer Segmente ausgezeichnet. Ich werde daher die ursprünglich ganz schmale Zone, welche zwischen zwei alten Ringen den Knospungsprocess einleitet, als Knospungszone bezeichnen. Jede Knospungszone enthält ausnahmslos zwei gänzlich verschiedene Abtheilungen; die hintere wird zum Kopfende des hinteren Thieres — ich werde diese die Kopfzone nennen —; die vordere wird zum einstweiligen Hinterende des vorderen Thieres — ich nenne sie Rumpfzone. Aus jener Kopfzone gehen bei den Naiden immer nur eine geringe Zahl — höchstens 6 — von Segmenten hervor, die ich als Kopfsegmente auffasse; aus dieser Rumpfzone entstehen in der längst schon von Müller erkannten Weise, durch Segmentation von vorn nach hinten, zahlreiche Segmente, welche die Rumpfsegmente bilden. Jedes natürliche Rumpfende enthält immer nur eine Rumpfzone; erst wenn sich durch ihr beständig fortgesetztes Wachsthum die Zahl der Rumpfsegmente über das normale Maass hinaus vermehrt hat, schiebt sich

zwischen zwei eine Knospungszone ein, welche genau, wie vorher, wieder die hintere Kopfzone und die vordere Rumpfzone enthält.

Die Verbindung beider, ihre allmälige Umwandlung und die durch sie bedingte Theilung des ersten Individuums in mehrere, die eine Zeitlang colonienartig zusammenhängen, kann mannichfach wechselnd sein.

Auf diese Verhältnisse bei der Entstehung der Einzelthiere und ihre Generationsfolge kann ich hier nicht eingehen; nothwendig ist es dagegen, die histologischen Vorgänge — specielle wie allgemeine — beim Auftreten und Umbilden der Knospungszone genau zu schildern. Als Voraussetzung für das Verständniss derselben sehe ich die Entstehung der ausgebildeten Körpersegmente an; ich beginne daher mit der Schilderung der Vorgänge, wie sie am wachsenden Körperende einer ungeschlechtlichen Nais stattfinden, und zunächst nur zur Ausbildung gewöhnlicher Rumpfsegmente führen.

B. I. Das Wachsthum am freien Afterende. — In genauer Profillage liegende Exemplare von Nais proboscidea und elinguis zeigen (Taf. V, Fig. 13) ohne Weiteres, dass der Ganglienstrang dicht vor dem After direct in die Epidermis übergeht.

Ist das hintere Thier der aus zwei oder mehr Individuen bestehenden Kette, welches das natürliche etwas spitz abgerundete Afterende trägt, gut entwickelt, so erkennt man leicht in den vordersten, an die Knospungszone anstossenden Rumpfsegmenten durch die Haut hindurch (im optischen Längsschnitt) die isolirten Ganglienknoten des Bauchmarks (Taf. VI, Fig. 7 n). Es lassen sich ebenso leicht die zunächst der Haut liegenden Ganglienzellen, wie die darüber liegenden Nervenfasern erkennen; zwischen Epidermis und Nervenstrang liegt die neurale Musculatur.

Je mehr man die dem After näherliegenden Theile ins Auge fasst, um so mehr treten die Ganglien in der Längsrichtung an einander heran; die Comissuren verschwinden bald gänzlich, die Nervenstränge werden immer dünner und der Bauchstrang lässt isolirte Ganglienknoten bald gar nicht mehr erkennen. Gleich danach scheint er nur noch aus einem dicken Zellstrang (Taf. V, Fig. 13 n) zu bestehen, der sich hart an die Epidermis heranlegt, und von ihr nur durch einen ganz schmalen Muskelstreif getrennt ist. Endlich verschwindet auch dieser, und der nun völlig aus Zellen bestehende Nervenstrang verschmilzt unter ziemlich steilem Abfall seiner oberen und hinteren Fläche mit der Epidermis. Auf eine kurze Strecke hin erscheint diese noch stark geschichtet; etwas vor dem After aber besteht sie, wie vor ihrer Verbindung mit dem Bauchmark, aus einer dünnen Lage von Cylinderzellen (Taf. V, Fig. 13).

Ist aber dies hintere Individuum nicht völlig ausgebildet, so lassen sich schon die ersten Ganglien der ersten, an die Knospungszone anstossen-

den Körpersegmente nicht scharf von einander trennen; hier geht die (ventrale) Ganglienzellmasse ohne Unterbrechung unter dem Nerven fort (wie bei den erwachsenen Lumbricinen nach Leydig). Der Zusammenhang mit der Epidermis am Hinterende ist natürlich auch dann vorhanden; er fehlt in der That nie, so lange die Thiere sich in der Periode der Knospung befinden. Nur, wenn sich ein solches anschickt, Geschlechtsorgane zu entwickeln, — die hier bei uns zuerst Ende September vereinzelt, Anfang October häufiger aufzutreten beginnen —, verliert die Ganglienkette mitunter ihren hinteren Zusammenhang mit der Epidermis. Zugleich damit wachsen die an Zahl bedeutend zunehmenden Segmente aus und die eben vorher noch einen zusammenhängenden Strang bildenden Ganglienzellen an der Unterseite der Nervenfasern trennen sich der Länge nach von einander in ebenso viele Zellgruppen, als Segmente des Körpers vorhanden sind; in den Zwischenräumen sind nur noch die Längscomissuren zu bemerken und eine typische Ganglienkette hat sich so im geschlechtlich werdenden Thier durch Dehnung des ursprünglich ungegliederten Zellenstranges gebildet.

Wenn auch so die Untersuchung der optischen Längsschnitte völligen Aufschluss über den Zusammenhang eines Theils der Ganglienkette mit der Epidermis am wachsenden Hinterende giebt, und den Anschein erweckt, als ob das ganze Bauchmark direct aus der Epidermis (Ectoderm) entstehe: so zeigen sorgfältig hergestellte, lückenlose Querschnittreihen doch wieder, dass dies wahrscheinlich nur eine Täuschung ist. Es stellt sich durch die Untersuchung der letzteren nemlich heraus, dass die Epidermisverdickung wohl nur den ursprünglich ganz ungegliederten centralen Theil des Bauchmarks liefert, während die zwei seitlichen Bestandtheile seiner Ganglienketten aus den schon vorher vom Ectoderm abgegliederten und rasch in Ursegmente zerfallenden Mesodermplatten entstehen. Eine genaue Schilderung einer Querschnittreihe von hinten nach vorn zu wird dies sehr wahrscheinlich machen.

Eine Bemerkung in Bezug auf die gegebenen Abbildungen muss ich hier noch einschalten. Es ist fast unmöglich und wäre ein Spiel des Zufalls, wenn es gelänge, eine lückenlose Reihe von Querschnitten herzustellen, welche alle gleich gut die Abbildung vertragen könnten. Die dicksten überhaupt noch brauchbaren Schnitte dürfen höchstens $^1/_{30}$—$^1/_{40}$ mm. dick sein, wirklich gut werden sie erst bei $^1/_{50}$ mm. Dicke; sie müssen ferner absolut senkrecht auf die Längsaxe sein, weil die allergeringste Abweichung solche Verzerrungen hervorbringt, dass die Schnitte, wenn auch verständlich in der Reihenfolge, doch nicht in einer Zeichnung wiederzugeben sind. Nun ist es fast unmöglich, die Thiere ganz zu strecken, namentlich krümmt sich das Hinterende immer etwas. Ein Schnitt also, der den After völlig senkrecht getroffen, wird etwas weiter nach vorn schon schräg ausfallen oder umgekehrt; das zu schneidende Object aber der

Krümmung entsprechend zu wenden, ist unmöglich; selbst mit der Lupe sind nicht immer die Abweichungen des Thieres nach den verschiedenen Seiten hin zu constatiren, die nachher beim Zerlegen desselben in so ungemein dünne Schnitte doch als vorhanden erkannt werden. Ich sah mich daher genöthigt, in meinen Abbildungen eine Auswahl zu treffen; aber ich bemerke dabei ausdrücklich, dass ich nur dann die Abbildung eines bestimmten Schnittes nach einem anderen, nicht zu derselben Serie gehörenden, gemacht habe, wenn die absolute Uebereinstimmung beider Präparate ersichtlich war. Natürlich werde ich jede kleine Abweichung, die ich mir um der klareren graphischen Darstellung wegen erlauben musste, anzeigen; wobei ich bemerke, dass alle Serien von Schnitten, aus denen ich einzelne herausgenommen habe behufs der Abbildung, gleichzeitig mit den anderen aufbewahrt und in der Sammlung des hiesigen zoologisch-zootomischen Instituts niedergelegt habe. Da sie alle aus Dauerpräparaten — in Canadabalsam oder Damarharz — bestehen, so ist zu erwarten, dass sie ihre augenblickliche Klarheit auch mit der Zeit nicht einbüssen werden.

Aus dem Profilbilde (Taf. V, Fig. 16) des Individuums von Nais proboscidea, welches mir bis jetzt die beste Schnittreihe des freien Afterendes geliefert hat, ist ersichtlich, dass der ventral gelegene After nach hinten zu ein wenig von der dorsalen Parthie des Körpers überragt wird; bei den analogen Exemplaren von Nais barbata liegt der After meist etwas auf dem Rücken und wird ein wenig von der ventralen Körperhälfte überragt. Ein Durchschnitt durch dies letzte Ende zeigt immer eine einfache Zellkuppe, gleich darauf giebt er das Bild eines Ringes, dessen Wand eine einschichtige Zelllage ist, und dessen Höhlung kleine schmalkernige Zellen in regelloser Anordnung enthält, welche, wie die Beobachtung der lebenden Thiere lehrt, kein Gewebe bilden, sondern frei in der die Leibeshöhle erfüllenden Flüssigkeit herumschwimmen und beständig ihren Ort wechseln. Es sind dies die längst bekannten Zellen in der Leibeshöhle der Naiden, die natürlich ihre physiologische Bedeutung haben werden, morphologisch aber wohl gänzlich bedeutungslos sind; die Beschreibung der nächsten Schnitte wird vielmehr zeigen, dass der Aufbau der Organe am freien Afterende genau, wie in einem Embryo, durch Blätterbildung und Gliederung der Keimblätter vor sich geht.

Der Durchschnitt durch den After liefert ein Bild, das man als von einer beliebigen Gastrula herrührend ansehen könnte; Entoderm und Ectoderm gehen am Afterrande (? Einstülpungsrande) direct in einander über, ihre Zellen sind ungeschichtet, fast völlig gleich und in dem sie trennenden spaltförmigen Leibeshohlraum sieht man höchstens einige der erwähnten schmalkernigen Zellen. Im nächsten Schnitt, eben vor dem After — welchen ich

einer zweiten Schnittserie von Nais barbata entnehme — hat sich die Afteröffnung zum Darm geschlossen (Taf. V, Fig. 1), dessen Lumen hier kreuzförmig eingeengt ist durch vier vorspringende Falten; zwei der Kreuzschenkel stehen so, dass sie die dorso-ventrale Mittelebene, also im Durchschnitt die Mittellinie bezeichnen; das Ectoderm hat sich hier bereits verdickt, namentlich an der neuralen Seite; es hat sich endlich die im abgebildeten Schnitt linke Hälfte des Ectoderms bereits seitlich übermässig stark verdickt zu einer, in die Leibeshöhle vorspringenden Mesodermplatte (Taf. V, Fig. 1 mes.). Dass diese auf der rechten Seite noch nicht vorhanden ist, rührt offenbar von der etwas schiefen Schnittführung her; denn im nächsten, auch in der Serie darauffolgenden Schnitt (Taf. V, Fig. 2), sind bereits die beiden Mesodermplatten deutlich als solche erkennbar. Sie umfassen etwa ein Drittheil des Darmumfanges, stehen untereinander in der Mittellinie durch einige vom Ectoderm deutlich gesonderte Zellen in Verbindung und lassen sich seitlich nur undeutlich vom Ectoderm trennen; hie und da, so namentlich an der neuralen Seite, sieht man wohl eine mehr oder minder scharf ausgesprochene Linie, vielleicht eine Art Basalmembran, sich zwischen die Zellen des Mesoderms und des Ectoderms einschieben; aber an andern Stellen fehlt dieselbe ganz entschieden, sodass dann der Zusammenhang der Zellen beider Blätter ohne Weiteres ersichtlich ist. Auch sind die Zellen beider Schichten vollständig gleich in Grösse, wie in Ansehen; ihr Kern ist im Verhältniss zur Zelle sehr gross, und er enthält häufig ein feines, scharfes Kernkörperchen. Dass das einschichtige wimpernde Darmepithel sich in keiner Weise an der Bildung des Mesoderms betheiligt, ist an diesen Stellen ungemein klar; seine Zellen sind sehr gross, ihr Ansehen und das der Kerne ist ganz anders und von einer irgendwie erheblichen Vermehrung oder gar einem Zusammenhang mit den Zellen des Mesoderms ist nichts zu sehen.

Im nächsten Schnitt umfasst das dicker gewordene Mesoderm schon den halben Umfang des Darmes; das Ectoderm hat sich seitlich und in der neuralen Mittellinie noch mehr verdickt. Im (Taf. V, Fig. 3) darauffolgenden (7. der Serie) theilt sich die symmetrische Mesodermplatte — die wir bis dahin vielleicht als Axenstrang bezeichnen könnten — in zwei isolirte Hälften, indem sich genau in der Mittellinie 2—4 mit eigenthümlichen starkglänzenden Kernkörperchen versehene Zellen scharf absondern. Diese Zellen lassen sich ganz regelmässig durch alle darauf folgenden Schnitte hindurch verfolgen; sie behalten immer ihr eigenthümliches Aussehen und sie bezeichnen eine Axe in den neu angelegten Segmenten des Thieres, welche zu den aus dem Mesoderm und Ectoderm allmälig sich abgliedernden Theilen genau in derselben morphologischen Lagerungsbeziehung steht,

wie die chorda dorsalis der Embryonen der Wirbelthiere und der Ascidien. Unterhalb dieser zelligen Axe liegt der Darm, seitlich hart an ihr (und vielleicht zum Theil aus den nächstgelegenen kleineren Zellen) entsteht das sogenannte Bauchgefäss (die aorta); oberhalb der Axe bildet sich das centrale Nervensystem aus und ebenso greift die sich bildende Musculatur von einer dieser Axe entsprechenden Linie aus, sowohl nach unten um den Darm, wie nach oben um das Nervensystem herum. Obgleich nun der Structur nach diese Zellenreihe erheblich von der chorda der Wirbelthiere verschieden ist, so stehe ich doch nicht an, sie mit demselben Namen zu belegen; denn sie spielt, wie ich glaube gezeigt zu haben und wie noch klarer sich aus der weiter folgenden Schilderung ergeben wird, in dem auswachsenden Hinterende einer Nais genau dieselbe Rolle, wie die echte chorda der Vertebraten.

An demselben Schnitt (Taf. V, Fig. 3) erkennt man immer noch den Zusammenhang der nun gesonderten Mesodermplatten mit dem Ectoderm, wenigstens an einigen Stellen. Das Ectoderm ist noch stärker verdickt; an den dicksten Stellen liegen bis zu fünf Zellen in der Dicke; genau in der Mittellinie seiner späteren Bauchseite sieht man eine seichte Furche (Taf. V, Fig. 3 n), und hier liegen in der Dicke der Epidermis höchstens drei, auch gewöhnlich noch etwas kleinere Zellen; dieser Furche entsprechend ist auch eine Theilung der Ectodermzellen in zwei symmetrische Hälften angedeutet, welche in den Schnitten verschiedener Thiere allerdings sehr ungleich deutlich ausgeprägt, aber doch wenigstens ausnahmslos angedeutet ist.

Im 9. Schnitt (Taf. V, Fig. 4) haben Gesammtumfang sowohl, wie Dicke des Ectoderms und Mesoderms noch immer zugenommen; namentlich das letztere ist sehr viel stärker entwickelt, und es greift nun mit seinen zwei isolirten Platten schon um mehr als die Hälfte des Darmes herum. Der Zusammenhang zwischen Mesodermplatten und Ectoderm ist hier nur noch an einigen kleinen Stellen sichtbar; die Zellen beider Schichten sind ziemlich viel kleiner geworden, während die des Ectoderms unverändert blieben; die Mittelfurche des Ectoderms ist flacher, als in den beiden vorhergehenden Schnitten und die mediale Spaltung zwischen den zwei Hälften des verdickten Ectoderms ist ebenso deutlich, wie vorhin.

Der 10. Schnitt endlich (Taf. V, Fig. 5) zeigt, dass das Mesoderm sich bereits in einzelne Zellgruppen, Vorläufer der beginnenden Gliederung desselben in einzelne Organe, aufzulösen anfängt. Wahrscheinlich sind jetzt auch schon die Mesodermplatten in Ursegmente zerfallen; das lässt sich für das einzelne Object nicht bestimmen, da sich nicht gleichzeitig vom selben Thiere Querschnitte und Längsschnitte gewinnen lassen. Nach den mir vorliegenden Längsschnitten zu urtheilen, muss aber der Zerfall des

Mesoderms in Ursegmente etwa mit dem 8., höchstens dem 9. Schnitt eingetreten sein. Im 10. Schnitt nun ist die Grenze zwischen Mesoderm und Ectoderm überall deutlich; an zwei Stellen sogar sieht man hart dieser Grenze anliegend zwei schmale Zonen, die aus schmalen radial gestellten kurzen Blättern bestehen (Taf. V, Fig. 5 m); es sind dies die ersten Spuren der Musculatur. Diese beiden schmalen Muskelblätter liegen so, dass eine sie verbindende Linie gerade zwischen dem Chordazellenstrang und der oberen Kante des immer noch kreuzförmigen Darmes durchschneidet. Diese Linie scheidet auch ziemlich genau zwei Zellgruppen des Mesoderms, welche hart an den axialen Chordastrang anstossen (Taf. V, Fig. 5), von den darunter liegenden Theilen der Mesodermplatten ab; lateralwärts ist die Abgliederung derselben noch undeutlich, medialwärts gegen die chorda zu aber schon deutlich ausgesprochen. Diese medialen Zellgruppen des Mesoderms sind, wie die nächstfolgenden Schnitte lehren, wahrscheinlich die Anlagen der Spinalganglien des Anneliden-Bauchmarks. Die äussere neurale Furche ist hier schon gänzlich wieder ausgeglichen (Taf. V, Fig. 5 n); dagegen prägt sich die Spalte im Ectoderm an der neuralen Seite noch schärfer aus als vorhin und zugleich sieht man von ihr nach links und rechts eine bald sich verlierende Linie ausgehen, welche die centrale Zellmasse des Ectoderms von einer äusseren einzelligen Schicht des letzteren zu trennen beginnt. Die äussere einzellige Lage wird zur späteren Epidermis; die durch die eben angegebenen lateralen Linien von ihr abgetrennten medialen Theile des verdickten Ectoderms sind dazu bestimmt, das centrale Ganglion der Ganglienkette, d. h. zunächst den gänzlich ungegliederten dicken Zellstrang zu liefern, aus welchem jene sowohl, wie die zwei Längsnerven hervorgehen. Es besteht also die primäre Anlage des centralen Nervensystems hier bei Nais aus einer ursprünglich ventral liegenden, symmetrisch gleichmässigen Verdickung; die äussere, bald wieder verstreichende Furche muss man der ebenfalls später verschwindenden Primitivrinne des Forellenembryos vergleichen und die in der Mittellinie der symmetrischen Ectodermverdickung auftretende Scheidung könnte man versucht sein, dem Centralcanal in der Rückenmarksanlage gleichzustellen. Wir werden später sehen, dass mitunter wirklich an dieser Stelle bei den Knospungszonen ein recht deutlich wahrnehmbarer Spalt oder Canal auftritt, der allerdings immer unregelmässig ist und bald wieder verschwindet. Im Hinblick auf die zahlreich vorkommenden Larvenorgane, die später wieder vergehen, hat man wohl das Recht, einen, wenn auch noch so schwach angedeuteten Hohlraum an der Stelle, wo bei den Vertebraten immer der Centralcanal liegt, als einen embryonalen Versuch zur Ausbildung eines solchen anzusehen.

Ich habe bisher absichtlich das Wort Keimstreif vermieden, obgleich es auf der Hand liegt, dass der bisher an Querschnitten geschilderte Theil des Afterendes von der Bauchseite her das Bild eines solchen bieten muss; thatsächlich ist das auch der Fall und es sieht dies Hinterende einer knospenden Nais genau so aus, wie das einer beliebigen Polychaetenlarve, deren Keimstreif immer weiter nach hinten auswächst. Der Name aber ist ein ziemlich unglücklich gewählter oder angewandter; denn wenn man versucht, die Theile, welche nach den verschiedenen Autoren den Keimstreifen bei den gegliederten Thieren bilden sollen, auf einander zu reduciren, so stösst man auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Bald scheinen die Autoren unter diesem nur die sich gliedernde Anlage des Mesoderms zu verstehen — so Leuckart bei den Pupiparen, Ganin bei den Ichneumoniden —, bald sieht es wieder aus, als hätten sie nur die symmetrische Ectodermverdickung dabei im Sinne, aus welcher nach ihnen nur das Nervensystem hervorgehen soll — so Kowalewsky bei Oligochaeten; endlich giebt es drittens Beobachter, welche Ectoderm und Mesoderm in ihrer ventralen Anlage zusammen so nennen — Metschnikoff bei den Blutegeln —, obgleich nur dieses sich in Ursegmente auflöst, jenes aber wenigstens kurze Zeit ungegliedert bleibt. Da nun die meisten vorliegenden Angaben über Entstehung des Keimstreifens bei Annulaten und Arthropoden nur auf Untersuchungen der unverletzten und nicht in Querschnittsserien zerlegten Embryonen beruhen — Durchschnittsbilder z. B. von Anneliden-embryonen besitzen wir nur durch Kowalewsky [1]) — so sind die Angaben, dass dies oder jenes Organ aus dem Keimstreifen entstehe, so werthvoll sie früher auch waren, jetzt ganz werthlos; denn selbst, wenn die Objecte klein und durchsichtig genug sind, und genau in der Profillage liegen, so-dass sie gestatten, einen optischen Längsschnitt herzustellen, so genügt die Combination desselben mit den Oberflächenbildern in keiner Weise zur vollständigen Klärung der Verhältnisse. Erst durch Querschnittsserien gelangte ich zu einem richtigen Verständniss der Wachsthumsvorgänge bei den Naiden. Einigt man sich dahin, das Wort Keimstreif nur auf den äusseren Anblick der sich verdickenden und gleichzeitig gliedernden ersten Embryo-nalschichten zu beziehen, so ist dagegen natürlich nichts einzuwenden; aber die Angabe, dieses oder jenes Organ entwickele sich aus demselben, muss unter allen Umständen, wenn sie verständlich sein soll, durch Quer-

---

[1]) Den gänzlich falschen Durchschnitt eines Regenwurmembryos oder gar das ebenso vollständig unwahre und unmögliche Bild eines Uranneliden in Häckel's neuesten Erzeugnissen — Anthropogenie etc. — führt man mir hoffentlich nicht als zweites Beispiel an.

schnittsreihen erläutert werden, und dann thut man besser, gar nicht mehr vom Keimstreifen zu sprechen, sondern nur noch die längst gebräuchlichen Worte Axenstrang (für die primäre, noch nicht in zwei Hälften gespaltene, aber symmetrische Anlage des Mesoderms), chorda, Mesoderm, Ectoderm und Ursegmente zu brauchen. Zugleich möchte ich mir hier den Vorschlag erlauben, auch bei den Wirbelthieren das Wort „Urwirbel" durch das passendere „Ursegment" zu ersetzen.

Die weitere Umbildung der Glieder des Ectoderms und Mesoderms am Hinterende von Nais müssen wir nun wieder an Querschnitten von Nais proboscidea untersuchen. Zum Beweis, dass die jetzt zu besprechende Reihe von Abbildungen sich fast genau an die letzte der von N. barbata herstammenden Serie anschliesst, habe ich einen Schnitt (Nr. 24 von N. proboscidea XXII B.) abgebildet, der fast genau das zuletzt besprochene Stadium wiederholt. Es ist dies aus der Abbildung ohne Weiteres ersichtlich (Taf. V, Fig. 6). Natürlich bestehen einzelne Unterschiede in den Detailverhältnissen; hier bei Nais proboscidea besteht das Entoderm (an dieser Stelle) aus grossen, aber ganz platten Zellen in einschichtiger Lage; die beiden kleinen Muskelblätter liegen im Verhältniss viel näher beisammen, als bei N. barbata (vergl. Taf. V, Fig. 5 m) und eine sie verbindende Linie schneidet hart unter den Chordazellen, aber weitab vom Darme durch; die übrigen Verhältnisse erklären sich von selbst.

Im zweiten darauffolgenden (22.) Schnitt hat die mediale Parthie der Mesodermplatten bereits begonnen, sich, allerdings noch undeutlich genug, von dem übrigen Mesoderm zu sondern. In der neuralen Verdickung des Ectoderms dagegen hat sich das centrale Ganglion bereits nach aussen hin fast vollständig von der sie bedeckenden einschichtigen Epidermis durch eine feine, aber deutliche Furche getrennt (Taf. V, Fig. 8); die mediane, die beiden symmetrischen Hälften dieser Anlage trennende Scheidung ist auch hier deutlich vorhanden. Auch gegen das Mesoderm zu ist diese Ganglionanlage scharf abgeschieden; eine sehr deutliche Linie zieht quer unter jener durch von der innern Ecke einer Muskelplatte zur andern; unter dieser Membran liegen genau in der Mitte die charakteristischen Chorda-Zellen, seitlich bis an die Muskelplatten heran die medialen Zellgruppen des Mesoderms. Ueber dieser Scheidung aber liegen zwei feinkörnige helle kleine Stellen, welche offenbar keine Zellen sind; sie stehen (Taf. V, Fig. 8 ns) um die Breite der Chordazellen von einander ab und liegen ganz umgeben von den nervösen Zellen der Ectodermverdickung; sie können nur diesen letzteren ihren Ursprung verdanken, nicht aber den Zellen des Mesoderms, da sie von diesen letzteren durch die vorhin erwähnte äusserst deutliche Scheidewand getrennt sind. Auch in dem vor-

hergehenden Schnitte (23) waren die Durchschnitte dieser feinen, nur schwach in Carmin sich färbenden Punktsubstanz (Taf. V, Fig. 6 ns) schon deutlich; die nun folgenden Schnitte lehren, dass es die ersten Anfänge der sich bildenden Längsnerven sind. Die Pünktchen sind vielleicht die ersten Anfänge der sich bildenden Fasern, wenigstens sehen sie ebenso aus, wie in den querdurchschnittenen Nervenstämmen ganz ausgebildeter Ganglien; wie sie entstehen, ist mir ganz unklar geblieben. Man sieht mitunter mitten zwischen dieser Punktsubstanz grössere Knoten mit ziemlich scharfer Contur; mitunter sogar auch echte, durch Carmin stark gefärbte Zellkerne. Dergleichen Zellkerne kommen übrigens auch bei andern Würmern nicht selten mitten zwischen den Nervenfasern vor.

Der nächste Schnitt (der 21. der Reihe) zeigt (Taf. V, Fig. 9) die im obigen nur eben angedeuteten Sonderungen schon schärfer ausgeprägt; die Abtrennung der medialen Zellen des Mesoderms ist deutlicher erkennbar, und man sieht namentlich am Präparat — was im Bilde nicht auszudrücken war —, dass sie sich durch stärkere Aufsaugungsfähigkeit des Carmins von den übrigen Mesodermzellen auszeichnen. Sie legen sich nun schon eng an die benachbarten Theile des centralen Ganglions an, mit denen sie in den nächstfolgenden Schnitten allmälig zu dem dreitheilig symmetrischen Nervensystem verschmelzen.

Diese Vereinigung ist im nächsten abgebildeten Schnitt (dem 18. der Reihe, Taf. V, Fig. 10) schon vollständig geworden; überhaupt hat sich hier die Gliederung des Mesoderms bereits fast ganz vollzogen. Das centrale, dem Rückenmark der Wirbelthiere vergleichbare Ganglion, ist gänzlich von der Epidermis getrennt; die beiden querdurchschnittenen Nervenstränge sind bedeutend dicker geworden, und hier durch eine kurze Brücke von Fasersubstanz verbunden; die sie früher vom Mesoderm trennende Scheidewand ist in der Mitte über den axialen Chordazellen (Taf. V, Fig. 10 ch) noch recht kenntlich, seitlich aber nicht mehr in Folge der Verschmelzung der zwei medialen Parthien des Mesoderms mit den jederseits angrenzenden Zellen des Centralganglions. Hin und wieder ist sie indessen auch hier noch deutlich und dann durchdringt sie die Seitentheile des Ganglions so, dass sie mit der mit m. bezeichneten, schon vorhin besprochenen ersten Muskelplatte zusammenstösst.

Diese ersten Muskelplatten lagen ursprünglich so, dass eine sie verbindende gerade Linie (s. Taf. V, Fig. 8 m) die Chordazellen von den beiden hart daranstossenden Nervensträngen schieden; in dem 18. Schnitt aber sind sie weiter nach oben (in der Figur) gerückt, und eine gerade, ihre inneren Ecken verbindende Linie würde nun sogar schon das centrale Ganglion durchschneiden. Gleichzeitig mit dieser — wohl durch ungleich-

mässiges Wachsthum bedingten — Lageveränderung der primitiven Muskelplatten haben sich noch zwei andere ausgebildet, die eine (nm) über, die andere (lm) unter jener ersten. Ich will jene die neurale, diese die laterale Muskelplatte nennen. Jene tritt zuerst immer sehr nahe an der primären (axialen) Muskelplatte auf, und wächst allmälig von beiden Seiten her in die Furche hinein, welche die Epidermis von dem Centralganglion schied; in dem hier abgebildeten Schnitt haben sich die beiden seitlichen neuralen Muskelplatten noch nicht in der Mittellinie erreicht und ihr Abstand von einander ist noch grösser, als jede einzelne breit ist. Die laterale Muskelplatte (ml) entspringt in grösserer Entfernung von der primären, als die neurale; sie endigt in diesem Schnitt noch über der Mitte des Umfanges. Der Zwischenraum, welcher m und lm trennt, ist noch von embryonalen Zellen ausgefüllt; man sieht im Mesoderm selbst schon eine Zellgruppe (Taf. V, Fig. 10 nb) sich abgliedern, deren Zellenkerne stark in die Länge gezogen sind, und die rechts wenigstens deutlich vorhanden auf jenen von Zellen erfüllten Zwischenraum zwischen der ersten und zweiten Muskelplatte zustrebt. Diese Mesodermzellengruppe ist der Bauchborstenfollikel; die Stelle zwischen den zwei Muskelplatten ist der Ort, wo später die Bauchborsten durchbrechen. An dieser Stelle scheint auch niemals der ursprünglich vorhandene Zusammenhang zwischen Ectoderm und Mesoderm aufgehoben zu werden; darüber konnte ich indessen nie recht entscheidende Bilder bis jetzt erhalten, was leicht erklärlich ist, wenn man bedenkt, dass die hier abgebildeten Schnitte meist nur $^1/_{50}$ Millimeter dick sind. Noch weiter cardialwärts sieht man auch schon die Zellgruppen (Taf. V, Fig. 10 cb) sich sondern, welche die dorsalen Borstenbüschel bilden sollen; doch treten diese immer ein wenig später auf, als die ventralen. Gewöhnlich sind daher an dem auswachsenden Hinterende einer solchen Nais zwei Paar Bauchborstenbüschel mehr als Rückenborstenbüschel vorhanden.

Im nächsten (17.) Schnitt (Taf. V, Fig. 11 nb) sind auch schon Bauchborsten ausgebildet und die neurale Muskelplatte ist der Mittellinie von beiden Seiten her schon viel näher gerückt, im 15. erfolgt die Verschmelzung beider. Auch die laterale Musculatur ist weiter herumgewachsen. In Schnitt 13 endlich (Taf. V, Fig. 12) ist die Gliederung des Mesoderms ganz vollständig geworden. Die zwei ersten Muskelplatten haben sich ganz vereinigt (m und nm) und bilden durch Aufhebung ihres äusseren Randes eine flache, das Nervensystem halb umfassende Rinne. Die Bauchborstenbüschel haben die Epidermis schon durchbrochen; der eine derselben (links in der Zeichnung) ist durch eine Zellgruppe von der neuralen Musculatur geschieden, welche sich an die Epidermis anzusetzen scheint. Dies

ist die erste Anlage des Segmentalorgans der einen Seite; auf der andern hatte der Schnitt dasselbe nicht getroffen. Wie diese Segmentalorgane entstehen, weiss ich nicht; bei der Fülle der mir momentan wichtiger scheinenden neuen Thatsachen habe ich auf ihre Bildungsweise nicht genauer geachtet. Das nur kann ich als positiv angeben, dass sie immer dicht neben dem Nervensystem auftreten, zwischen diesem und dem ventralen Borstenbüschel; sie setzen sich also mit dem letzteren an die Stelle der Epidermis an, wo sich zwischen m und lm keine Muskelfasern entwickeln. An die dritte Muskelplatte schliesst sich nun schon eine vierte (Taf. V, Fig. 12 ml'), welche wieder von jener durch einen schmalen zelligen Raum getrennt ist; dann folgt (Taf. V, Fig. 12 cb) die Ausmündungsstelle des dorsalen Borstenbüschels und unter dieser legt sich nun an die Epidermis eine Zellschicht an, welche sich schon in den nächsten Schnitten zu dem letzten Theil der Musculatur, der medianen (dorsalen) Muskelplatte, die ich die cardiale nennen will, umwandelt. Auch hier erfolgt das erste Auftreten der Muskelsubstanz zunächst lm', (Taf. V, Fig. 11 cm) allmälig wächst sie von beiden Seiten her gegen den Rücken hin zu, bis sie in der dorsalen Mittellinie ebenso vollständig verschmilzt, wie die neurale Muskelplatte es in der ventralen thut.

Ich habe schliesslich noch auf eine, schon öfter hervorgehobene Erscheinung aufmerksam zu machen. Manche Glieder erfahren nemlich, so namentlich das Nervensystem und die Musculatur, bei fortschreitender Ausbildung eine Verringerung ihres Gesammtvolums. Es geht dies aus den hier mitgetheilten, bei gleicher Vergrösserung mit der Camera gemachten Zeichnungen (Taf. V, Fig. 9—12) namentlich klar für das Nervensystem hervor. Vielleicht beruht es hier nur auf dem frühzeitigen Aufhören der Zellenbildung (?) im Nervensystem und dem gleichzeitig eintretenden Dehnen aller Theile eines Segmentes. Die Dehnung muss eine sehr beträchtliche sein, denn das Körperglied, dessen Durchschnitt etwa dem letzten abgebildeten Querschnitt (Taf. V, Fig. 12) entspricht, hat nur eine Länge von 0,03 Millimeter, ein ausgebildetes aber eine solche von 0,17 Millimeter. In jenem Gliede aber stossen die aus den Ursegmenten entstehenden Seitenganglien noch aneinander an und der centrale Ganglienstrang zeigt noch keine Spur von Gliederung, er geht vielmehr continuirlich noch sehr viel weiter unter dem Nervenstrang durch (Taf. V, Fig. 13); in dem ausgebildeten längsten Segment aber sind nicht blos die seitlichen Ganglien, sondern auch das centrale von den Ganglienknoten der benachbarten Glieder durch einen, allerdings nur kurzen Zwischenraum deutlich getrennt. Dies beweist, dass eine Dehnung aller Theile und durch sie eine Trennung ursprünglich verbundener Zellmassen des centralen Nervensystems stattgefunden haben muss:

die Bildung der Ganglienknoten, also das Auftreten einer Ganglienkette, ist secundär durch rein mechanische Auseinanderzerrung ursprünglich vereinigter und typisch zusammengehöriger Theile zu erklären. Auf derselben rein mechanischen Dehnung beruht auch die Ausbildung der Ganglienkette bei den Embryonen der Blutegel.

Durch die hier mitgetheilten Beobachtungen glaube ich die zwei oben aufgestellten Behauptungen bewiesen zu haben:

1) dass in dem auswachsenden Afterende einer Nais der centrale Theil des Nervensystems durch eine ungegliederte Ectodermverdickung entsteht; und

2) dass die beiden seitlichen Ganglien aus den medialen Theilen der Mesodermplatten erst dann entstehen, wenn die Bildung der Ursegmente schon vollendet ist und dass sie als ursprünglich und typisch segmentirte Ganglien erst secundär mit dem centralen verwachsen.

Damit ist aber auch wohl endgültig die typische Uebereinstimmung des Bauchmarkes der Naiden mit dem Rückenmark der Wirbelthiere erwiesen: dort wie hier eine ungegliederte Anlage des Centralnervensystems direct aus dem Ectoderm heraus und eine secundäre Verwachsung desselben mit primär gegliederten Theilen des Mesoderms, den Spinalganglien. Wir werden im nächsten Abschnitt sehen, dass diese Uebereinstimmung noch sehr viel weiter geht.

Auch nach anderer Richtung hin lassen sich aus den mitgetheilten Resultaten nicht unwichtige Folgerungen ziehen. Ich fasse diese in einige Sätze zusammen, die allerdings erst später ihre volle theoretische Verwerthung finden können.

1) Es bildet sich eben vor dem After auf der neuralen Seite durch Wucherung aus dem ursprünglich einfachen Ectoderm eine Axenplatte;

2) diese Axenplatte zerfällt dann in zwei Mesodermplatten, welche von einem axialen Zellstrang getrennt werden, der, über dem Darme liegend, der Chorda der Wirbelthiere zu vergleichen ist;

3) dieser Chordazellenstrang ist continuirlich durch alle Schnitte hindurch zu verfolgen, welche noch embryonalen Charakter tragen und er liegt hart unter den beiden Nervensträngen des centralen Nervensystems;

4) die Muskelblätter wachsen gleichzeitig von zwei der Axe des Körpers entsprechenden Linien aus neural- und cardialwärts, genau wie bei Wirbelthieren: es wird somit

5) durch diese Vorgänge eine Axe auch im Anneliden bezeichnet, von welcher nach unten hin sich das animale, nach oben hin das vegetative Rohr schliesst.

Es ist endlich

6) sehr wahrscheinlich, — obgleich ich es bis jetzt nicht völlig ausser Zweifel stellen konnte —, dass das gesammte Mesoderm mit Einschluss der Darmfaserplatte aus dem Ectoderm herstammt.

Bei der ungemein grossen Aehnlichkeit in den hier besprochenen Vorgängen mit den embryonalen Blätterbildungen und Gliederungen der primären Keimblätter scheint es mir geboten, nun noch einmal auf die wenig zahlreichen Angaben über Embryologie der Anneliden zurückzukommen.

Auf der einen Seite stehen Leuckart und Rathke mit ihrer Behauptung, dass das Bauchmark der Hirudineen aus dem Keimstreifen entstünde. Dass namentlich Rathke hier nicht etwa eine Verdickung des ungegliederten oberen Keimblattes als Keimstreif bezeichnen wollte, geht sehr klar aus seiner Beschreibung hervor; denn er sagt ausdrücklich, dass die Bauchganglien aus den medialen Theilen der Ursegmente entstünden, während die mehr äusseren die Musculatur lieferten und es ist eben nur das Mesoderm, welches in Ursegmente zerfällt oder in „Täfelchen", um mich eines Rathke'-schen Wortes zu bedienen. Wendet man hierauf meine Schilderung von der Entstehung des Nervensystems an, so ist die Deutung sehr leicht: Rathke und Leuckart haben gewiss ganz Recht, wenn sie die Betheiligung der medialen Parthien des Mesoderms am Aufbau des Bauchmarks behaupten; sie haben eben die Entstehung der beiden seitlichen Ganglien gesehen, aber freilich das Hinzutreten des dritten medialen und ungegliederten Abschnittes — direct aus dem äusseren Blatt — übersehen. Dies ist erklärlich, wenn man bedenkt, dass Beide keine Durchschnitte gemacht zu haben scheinen.

Gegenüber diesen Beiden behauptet Metschnikoff in der oben citirten vorläufigen Mittheilung, es entstehe auch bei den Hirudineen das Nervensystem aus dem Ectoderm. Allerdings soll es nach ihm auch aus dem Keimstreifen hervorgehen; aber mit diesem Worte bezeichnet er etwas anderes, als Leuckart und Rathke. Es soll nach ihm derselbe zweischichtig sein; aber nur das innere seiner beiden Schichten, aus welchem er vermuthungsweise das Entoderm werden lässt, liefere die Ursegmente, das andere äussere dagegen für sich allein das Nervensystem. Nun stellt er ebenda dieses nervöse Blatt des Keimstreifens zusammen mit dem äusseren Blatt dem Ectoderm des Scorpions gleich, und gewiss mit Recht; dann aber gehört jenes eben nicht zu dem Rathke'schen Keimstreifen. Diese

Widersprüche sind übrigens nur scheinbar und jetzt leicht zu beseitigen. Metschnikoff's inneres Blatt des Keimstreifens allein ist das Mesoderm, dessen Betheiligung am Aufbau des Bauchmarks er nicht gekannt hat; sein äusseres Blatt des Keimstreifens gehört dem Ectoderm an, und er hat hier ganz richtig dessen Theilnahme an der Bildung des Nervensystems erkannt, dagegen seine erste Entstehung aus dem Ectoderm nicht beobachtet. Angenommen nun, Metschnikoff hätte nur Querschnitte untersucht, so wäre dies Resultat sehr erklärlich; es tritt auf solchen das centrale Nervensystem seiner Entstehung nach sehr deutlich hervor, die Betheiligung der medialen Parthien des Mesoderms am Aufbau jedes Ganglions — wie sie sehr leicht bei Anwendung der von Rathke angewendeten Methode constatirt wird — kann dagegen an Querschnitten nur dann sicher festgestellt werden, wenn man von verschieden alten Stadien vollständige Querschnittsreihen vor Allem des Hinterendes anfertigt. Man mache mit den von mir mitgetheilten Abbildungen den Versuch, und unterdrücke die mittleren der Reihe (z. B. Taf. V, Fig. 8 und 9), man wird dann nur schwer oder gar nicht auf den Gedanken kommen, dass das fertige Ganglion aus verschiedenen Theilen der zwei Keimblätter gebildet worden sei.

Man kann also behaupten, dass sich Keiner der eben besprochenen Untersucher geirrt habe in Bezug auf die von ihnen mitgetheilten positiven Thatsachen; denn sowohl Mesoderm (oder Keimstreifen Rathke), wie Ectoderm nehmen thatsächlich am Aufbau des Nervensystems Theil. Aber sie haben darin geirrt, dass der Eine nur die eine, die Andern die andere Hälfte dieser Vorgänge für den vollständigen Bildungsvorgang nahmen: ein Versehen, welches zum Theil wohl durch die Untersuchungsmethode zu erklären ist.

Ganz denselben Irrthum hat nun aber wohl auch Kowalewsky begangen, obgleich er meint, blos mit seiner Versicherung, dass das Nervensystem nur und ausschliesslich aus dem Ectoderm hervorgehe, die Rathke'sche Behauptung von der Betheiligung des Mesoderms als ganz falsch erwiesen zu haben. Er hätte sich an der sprichwörtlichen Sorgfalt Rathke's ein Muster nehmen und wirklich nachweisen sollen, dass sich kein Theil des Mesoderms an der Bildung des Nervensystems betheilige. Dies hat er nicht gethan; denn der vollständig richtige Nachweis von der Rolle, welche das Ectoderm mitspielt, machte die von Rathke dem Mesoderm zuertheilte Rolle noch durchaus nicht unmöglich; wir sehen vielmehr, dass sie beide neben einander existiren und dass Kowalewsky genau in denselben Fehler verfallen ist, welchen Metschnikoff begangen zu haben scheint: bei der Anfertigung der Querschnitte vielleicht nicht genau genug die Reihenfolge innegehalten oder etwa auch nur an einigen Stellen beliebig gemachte

Querschnitte als besonders und ausschliesslich beweisend angesehen zu haben. Die Kowalewsky'schen Bilder von Euaxes und Lumbricus stimmen — ceteris paribus — vollständig mit den von mir gegebenen, abgesehen von dem einen Punkte der durch die meinigen erwiesenen Betheiligung des Mesoderms an der Bildung der Spinalganglien. Kowalewsky giebt keine Reihenfolge von Querschnitten, aus denen man in die von hinten nach vorn (auch beim Embryo) immer schärfer hervortretende Gliederung des Mesoderms Einblick erhielte. Doch aber wäre eine einzige solche Serie instructiver gewesen, als die zahlreichen, aus dem Zusammenhange gerissenen Bilder, da sich an einem einzigen Embryo alle Stadien der Bildungsweise des Nervensystems finden und also auch übersehen lassen müssen. Eine solche Schnittreihe, deren Herstellung allerdings wohl ihre Schwierigkeit haben möchte — deren zeitraubende Ueberwindung sich nicht Jeder gestattet —, müsste aber meines Erachtens auch für Lumbricus und Euaxes den Beweis liefern, dass auch hier die medialen Parthien des Mesoderms zu den Spinalganglien werden und mit dem centralen Nervensystem verschmelzen, wie es thatsächlich im freien wachsenden Afterende einer knospenden Nais [1]) geschieht.

Die hier versuchte Deutung der früheren Beobachtungen, welche im Grunde den Untersuchern keine Beobachtungsfehler, sondern nur ein mehr

[1]) Es steht meine hier vorgetragene Anschauung mit der schon früher erwähnten von Balfour in scharfem Widerspruch; dieser eifrige Forscher leitet die Spinalganglien direct vom Rückenmark selbst her. Ich muss bekennen, dass ich bis jetzt noch nicht von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugt bin; gleichfalls aber muss ich eingestehen, dass mein Freund Hensen in einer Unterredung mit mir so energisch für ihre Richtigkeit, auch in Bezug auf die Amnioten, eingetreten ist, dass ich geneigt bin, einstweilen mein Urtheil hier zu verschieben, bis eine genauere Darstellung des von Balfour Beobachteten vorliegt. Dann wäre mit Rücksicht hierauf die Untersuchung an den Anneliden wieder aufzunehmen, da ich gern zugeben will, dass ich bei der ausserordentlichen Schwierigkeit der Untersuchung nicht jeden Punkt um jeden Preis aufrecht zu erhalten vermag. Vielleicht gelänge es dann, an günstigeren Objecten zu zeigen, dass die Zellgruppen, welche die Spinalganglien werden sollen, doch von der Neuralanlage her in das Mesoderm eingewuchert, nicht aber von den beiden Mesodermplatten abgeschnürt worden seien; vielleicht, sage ich, denn meine Gründe für die gegentheilige Annahme habe ich oben auseinandergesetzt. Aber auch dann würde ich die beiden seitlichen Ganglien im Bauchmark der Anneliden als Spinalganglien auffassen müssen, da sie immer gegliedert sind und von Anfang an gegliedert entstehen, während das centrale Ganglion immer anfänglich ungegliedert ist und erst secundär durch Dehnung segmentirt wird; dazu käme der Ursprung der seitlichen Nerven aus zwei Wurzeln, einer dorsalen und einer ventralen, welcher bei allen Anneliden an den Nerven leicht nachzuweisen ist, die wie die Spinalnerven der Wirbelthiere in die seitliche Muskelmasse eintreten.

oder minder erklärbares Uebersehen nachweist, beruht aber auf der Annahme, dass die Bildungsweise des Bauchmarkes am freien Afterende der geschlechtslosen Naiden übereinstimmen müsse mit derjenigen desselben Organes im Embryo auch der übrigen Oligochaeten und Hirudineen. Würde man nachweisen können, dass in dem einen Falle das Mesoderm, im andern aber das Ectoderm wirklich die seitlichen Ganglien dieser Anneliden lieferte, so wäre damit meines Erachtens bewiesen, dass von einer Homologie der Keimblätter, wie ihrer weiteren Gliederungen (in die späteren Organe) nicht die Rede sein könne. Die Wichtigkeit solches Resultats würde wohl einmal eine speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung rechtfertigen; ich für meinen Theil bekenne indessen, keine Neigung zu ihrer Anstellung zu haben, da ich ausdrücklich erkläre, dass ich bei Untersuchung der etwa erkennbaren morphologischen Identitäten die Gleichheit der primären Keimblätter aller Thiere annehme, ohne sie indessen jetzt schon als erwiesen anzusehen.

B. II. Die Entstehung der ersten Knospungszone oder die Theilung der Naiden.

Während des Winters oder früh im Jahre scheinen die Eier gelegt zu werden. Die ersten aus diesen auskriechenden Naiden werden nicht in Form einer Kette auftreten; die erste Bildung einer solchen Kette muss dadurch geschehen, dass eine Nais, welche ungefähr doppelt so viel Segmente hat, als ihr — so lange sie ungeschlechtlich bleibt — zukommen, sich in der Mitte theilt. Dieser Vorgang ist von O. F. Müller (und später von Minor und Tauber) auch bei jenen älteren Zooiden der N. proboscidea beobachtet worden, welche durch allmäliges Abgeben ihrer hinteren Segmente an die Tochternaiden die Zahl ihrer eigenen Segmente bis auf 16 vermindert hatten: diese wachsen dann aus, bis sie mehr als 40 Glieder erhalten haben, und nun theilt sich das so verlängerte Zooid in zwei nahezu gleichlange.

Diese Theilung kommt aber ferner auch immer bei dem hinteren Zooid einer Kette, welches den primären After trägt, vor, und sie beruht darauf, dass überhaupt jedes Afterende irgend eines Thieres der Kette, also auch das letzte freie Afterende, die Tendenz hat, in infinitum weiter zu wachsen [1].

---

[1]) O. F. Müller deutet dies schon an, Ray Lankester hat dies zuerst, Perrier später klarer ausgesprochen (Histoire naturelle du Dero obtusa. Lacaze-Duthier's Archives Vol. I. 1872, p. 90). Es ist wunderbar, dass diese fundamentale Thatsache, ohne deren Kenntniss ein Verständniss der Vermehrungsweise ungeschlechtlicher Naiden gar nicht zu gewinnen war, so zahlreichen erprobten Beobachtern ganz entgehen konnte.

Erhält so das hintere älteste Tochterthier mehr, als die doppelte Zahl der ihm zukommenden Segmente, so theilt es sich gerade so gut, wie das erste aus dem Ei gekrochene oder das vordere nach der Verkürzung durch die Abschnürung sich nun verlängernde Mutterthier einer Kette. In allen drei Fällen charakterisirt sich diese Theilung dadurch, dass die Theilungszone sich zwischen zwei vollständig gleich gebaute und gleich grosse Segmente einschiebt.

Allein diese Theilungszone ist eine echte Knospungszone, und Leuckart[1]) hat schon vor langer Zeit ganz mit Recht darauf hingewiesen, dass sie als vollständige Neubildung sich zwischen zwei Segmente einschiebt; er hat ebenfalls ganz richtig gegenüber Schultze hervorgehoben, dass das vorderste der zwei alten die Zone umfassenden Segmente am Vorderrande dieser Zone endigt; er hat endlich klar erkannt, dass in ihr sowohl die Anlage für die Kopfglieder des hinteren Thieres, wie für die Körperglieder des nächst jüngeren, in zweiter Knospung entstandenen Zooids, enthalten seien. Ueber die histologischen Vorgänge in dieser Zone finden sich bei keinem Autor irgendwelche brauchbare Angaben; Minor hat freilich versprochen, uns seine Beobachtungen hierüber mitzutheilen, dies aber bis jetzt, soviel ich weiss, nicht gethan.

Eine jede, eine einfache Nais in zwei Zooide theilende, Knospungszone (Taf. VI. Fig. 7 z.) hat also zwei Hälften, eine hintere, aus welcher der neue Kopf des hinteren Thieres (C) wird und eine vordere, aus welcher sich nach dem bekannten Gesetze der Annelidensegmentiruug von vorn nach hinten neue Körperglieder entwickeln. Wir können dem entsprechend die hintere Hälfte einer Knospungszone als Kopfzone, die vordere als Rumpfzone bezeichnen; es versteht sich von selbst, dass sie nie gesondert auftreten, da sie sich gegenseitig bedingen. Aber es ist zweckmässig, die beiden Hälften der Knospungszone mit besonderen Namen zu belegen, da die ganz abweichenden Vorgänge bei ihrer späteren Umbildung und Gliederung eine gesonderte Darstellung erheischen.

Ganz ebenso gebaut, wie diese ein scheinbar vollständiges Thier in zwei Hälften theilende Knospungszone, ist diejenige, welche sich bei N. proboscidea und nach Minor bei allen der Untergattung Stylaria angehörenden Arten, ferner nach Tauber auch bei Nais elinguis, zwischen dem vorletzten und dem letzten Körpergliede des alten vorderen Thieres einschiebt und so (s. Taf. VI, Fig. 8 z') dem dahinterliegenden Körpertheil des neuen Zooids ein altes Glied des ältesten Thieres mitgiebt. Die Anlage dieser Zone ist genau die gleiche, wie bei jenen andern; ich werde daher in meiner

[1]) Leuckart, Arch. f. Naturgesch. 1851, p. 134, Taf. II, Fig. I—III.

Schilderung der ersten Entstehung einer solchen Knospungszone auch die im Vorderthier der Ketten von N. proboscidea auftretende mit berücksichtigen.

Einige orientirende Bemerkungen über den normalen Bau eines ausgewachsenen Segmentes von Nais scheinen mir hier am Platze zu sein. Ein in der Mitte geführter Durchschnitt durch ein solches trifft ventral das Ganglion, dorsal das Herz; zwischen Darm und Ganglion liegt der Durchschnitt der Aorta. Die Segmentalorgane werden in ihrer Insertionsstelle nicht getroffen, wohl aber die dorsalen und die ventralen Borstenbüschel. Die Austrittsstellen dieser letzteren sind durch die Anordnung der Musculatur bestimmt. Dorsal über dem Darm liegt eine breite, aus Längsfasern bestehende Muskelplatte, welche ich die cardiale nenne (Taf. V u. VI verschiedene Figuren c. m.), da sie auf der Seite des Herzens liegt; unter dem Bauchmark liegt eine zweite, weniger breite Längsmuskelplatte, deren Seitenränder häufig um das Bauchmark mehr oder weniger weit herumgeschlagen sind (Taf. V, Fig. 12, 15 n. m.; Taf. VI, Fig. 1 n. m.). Ich nenne diese zweite Muskelplatte die neurale. Beide zusammen aber umspannen noch nicht den ganzen Umfang; links und rechts bleibt ein Feld frei, das Seitenfeld, welches im Rumpfe immer, im Kopf nur anfänglich durch zwei seitliche Muskelplatten (Taf. V, Fig. 11, 12, Taf. VI, Fig. 2, 9) abermals getheilt ist. Die dorsal liegende seitliche Muskelplatte nenne ich den cardialen, die ventral liegende den neuralen Seitenmuskel. Jener ist durch einen schmalen Raum vom cardialen Muskel getrennt, aus welchem die Rückenborsten hervortreten; in dem Zwischenraum zwischen neuraler Muskelplatte und neuralem Seitenmuskel setzen sich die Segmentalorgane an und treten die Bauchborsten aus. Zwischen den beiden Seitenmuskeln liegt ein bei Nais immer vorhandener, in den Kopf übertretender Zellstrang (Taf. V, Fig. 14 s. l.; Taf. VII etc. s. l.), dessen grosse, allgemeine Bedeutung ich hier nicht erörtern kann. Ich werde ihn die Seitenlinie nennen. Dies System von Längsmuskeln ist im Rumpfe von Nais nur durch eine ganz dünne, oft gar nicht bemerkbare Basalmembran (vielleicht ein Ringmuskel) von der umgebenden Epidermis getrennt.

Die Muskeln des Seitenfeldes sind bei den Anneliden ungemein starken Variationen unterworfen, schon Chaetogaster hat nur einen solchen; bei andern Anneliden fehlen oft beide vollständig. Das Seitenfeld selbst aber, d. h. der Zwischenraum zwischen der cardialen und neuralen Muskelplatte ist bei allen Anneliden vorhanden; in ihm finden sich immer die Durchtrittsstellen der Borstenbüschel und der Segmentalorgane.

Es tritt die oben erwähnte Knospungszone (Taf. VI, Fig. 7, 8) immer zwischen zwei Borstenbündeln auf, und ihre erste Spur ist, bei geringer

Verlängerung ihrer Distanz zwischen den Borsten, immer durch eine an der Bauchseite auftretende schwache Verdickung angedeutet; gleichzeitig damit nehmen die Zellen der Epidermis ein eigenthümlich verändertes Aussehen an. Die Verdickung wird theils durch Wucherung nach innen zu, theils auch durch die Vermehrung der Epidermiszellen selbst hervorgebracht; diese letztere greift rasch von der Bauchseite her um beide Seiten des Thieres herum auf den Rücken über und bildet nun den, die Theilung einleitenden „schwarzen Querstrich“ O. F. Müller's (Taf. VI, Fig. 7, 8 z. z'). Weniger rasch wachsen die inneren Zelllagen, deren Entstehung und Neubildung nur an Querschnitten zu verfolgen ist, um den Darm herum; haben sie ihn aber zur Hälfte umwuchert, so ist auch die Zone schon nahezu so lang wie ein ursprüngliches Glied geworden und in ihrer Mitte durch eine feine Furche — die spätere Theilungsfurche der beiden Zooide — in zwei fast gleichgrosse Hälften getheilt. Diese Furche ist aber anfänglich nur eine äusserliche, und sie durchsetzt nicht einmal die Epidermis.

Damit ist die Knospungszone in ihren zwei Haupttheilen angelegt. Da sie sich nun zwischen zwei vollständige alte Glieder eingeschoben hat, welche nichts von ihren Bestandtheilen verlieren, so müssten die verschiedenen Organe derselben (Darm, Nerven, Muskelfasern), welche durch das erste ungetheilte Zooid hindurchgingen, zerrissen worden sein, wenn nicht auch hier eine Einschiebung neuer Theile oder eine Dehnung der alten stattgefunden hätte. Eine wirkliche Lösung der Continuität des Zusammenhanges scheint nur die aus den bekannten Pigmentzellen bestehende Darmfaserhaut getroffen zu haben, denn innerhalb der Zone fehlen dieselben; eine Dehnung ist sicherlich bei den Nervenfasern und den Muskelfasern eingetreten, Neubildung aber, wenigstens zu grossem Theile, in dem der Knospungszone entsprechenden Abschnitt des Darmes und in der neuralen Muskelplatte.

Ich gehe nun über zur Beschreibung der Durchschnitte, die ich in vollständiger Reihe von zwei der jüngsten Knospungszonen abgebildet habe. Die erste dieser Zonen war so schmal, dass ich nur einen ganzen und zwei halbe Schnitte von je $^1/_{40}$ mm. Dicke durch sie legen konnte, d. h. die beiden vor oder hinter den abgebildeten Schnitt (Taf. VII, Fig. 7) gehörenden Schnitte zeigten ausser den einwuchernden Elementen auch noch Theile der alten Glieder, Borstenbüschel, Leberzellen etc. Im abgebildeten Querschnitt ist die Epidermis stark verdickt, 3—4 Zellen liegen an der Neuralseite in der Dicke; in der Mittellinie ist hier eine seichte Furche bemerkbar (Taf. VII, Fig. 7 n). Die neurale Muskelplatte (Fig. 7 nm.) hat sich um die Nervenstränge (Fig. 7 ns.) zusammengekrümmt; die beiden seitlichen Muskelplatten stehen von jener, wie von der cardialen

Muskelplatte und auch untereinander weit ab. Es befinden sich also jederseits drei weite Zwischenräume zwischen den Muskelplatten. In diesen sieht man auf der rechten Seite des Schnittes keine Spur einer das äussere Ectoderm und den inneren Keimstreifen trennenden Basalmembran; links dagegen ist sie schwach angedeutet. Da nun, wie Profilbilder der ganzen Thiere lehren, der Keimstreif immer ventral auftritt, und eine deutliche Vermehrung der Epidermiszellen und Umbildung derselben in embryonale Ectodermzellen ihm vorhergeht, so ist aus dem eben beschriebenen Bilde auch mit Sicherheit zu entnehmen, dass in den dem Seitenfelde entsprechenden drei Muskelzwischenräumen die Einwanderung der Ectodermzellen in die ihnen offen stehende Leibeshöhle erfolgte. Das Entoderm betheiligt sich zunächst gar nicht. Gerade so, wie am freien Afterende eine Verdickung der Epidermis in zwei seitlichen Hälften eintritt, welche dem Seitenfelde entsprechen, so erfolgt auch hier die Neubildung des Keimstreifens aus demselben Seitenfelde.

Die zweite junge Knospungszone (Taf. VI, Fig. 7 z) war in vier Schnitte von etwa $^1/_{40}$ mm. Dicke zerlegt. In allen vieren ist die Epidermis seitlich und gegen die Neuralseite zu schwach und gleichmässig verdickt (Taf. VI, Fig. 1—4), sodass hier mitunter selbst drei Zellen in der Dicke der geschichteten Epidermis liegen. Cardialwärts aber — also auf dem Rücken des Thieres — besteht sie, wie überall in den ausgebildeten Segmenten, aus einer einfachen Zellenlage. In der neuralen Mittellinie (des Bauches) findet sich eine durchgehende flache Furche (Taf. VI, Fig. 1—4 n.), durch welche also die Epidermisverdickung in zwei symmetrische Hälften getheilt wird. Es ist dies die gleich mit der Zone auftretende Neuralfurche.

Dicht unter der Epidermis liegt die Musculatur. Diese besteht, wie im ausgewachsenen Thier, aus einer neuralen (ventralen) Muskelplatte, einer cardialen (dorsalen) und links und rechts aus zwei seitlichen. Diese letzteren sind von einander getrennt durch einen schmalen Zwischenraum (Taf. VI, Fig. 1—4 sl.); eben so gross ist gewöhnlich der Abstand der einen von der neuralen, der andern von der cardialen Muskelplatte. Im ersten Schnitt von hinten (Taf. VI, Fig. 1 nm.) ist die neurale Muskelplatte, beiderseits den Nervenstrang umfassend, in die Leibeshöhle vorgetreten; ganz ebenso verhält sie sich in allen erwachsenen Segmenten. Aber schon im nächsten Schnitt legt sie sich, wie die übrigen Muskelplatten, hart an die Epidermis an. In den drei Zwischenräumen nun, welche jederseits die vier Muskelplatten jeder Körperhälfte zwischen sich lassen, gehen die Zellen der Epidermis mitunter direct in die des unterliegenden Mesoderms über, sodass auch hier der Gedanke nicht abzuweisen

ist, es sei dieses letztere durch eine Wucherung von der Epidermis her entstanden.

Das neue Mesoderm umgiebt in allen vier Schnitten den Darm nahezu gleich weit. Es besteht aus zwei symmetrischen Hälften (Taf. VI, Fig. 1—4 mes.), welche mit breitem Ursprung das Nervensystem und die ventrale Fläche des Darmes umfassend, dann aber gegen den Rücken hin (in der Zeichnung nach unten) sich von diesem entfernen und mehr an die Epidermis anlegen. In ihrem neuralwärts gelegenen Theile sind diese Mesodermplatten ganz compact; gegen die Rückenseite des Thieres zu lösen sie sich in einigen Schnitten rascher, als in andern, in ein dichtes Netzwerk von Zellen auf, welches hie und da mit unregelmässig in der Leibeshöhle zerstreuten sternförmigen Zellen in Verbindung steht. Mitten in dieser Zone, also etwa zwischen dem zweiten und dritten Schnitt (Taf. VI, Fig. 2 u. 3) sollte das alte Dissepiment liegen, an welches sich die neugebildete Mesodermmasse angelegt hatte; vielleicht sind jene Zellennetze, welche sich allerdings auf allen vier Schnitten erkennen lassen, Reste desselben. Ich glaube dies annehmen zu dürfen; denn man wird aus dem Verlauf der Umbildungen in der Knospungszone ersehen, dass die Mesodermplatte in der Rumpfzone bei älteren Knospungszonen kleiner zu sein scheint, als bei jüngeren, und sie entspricht vielmehr in ihrer Ausdehnung dem compacten Theile des Mesoderms, der in allen vier abgebildeten Schnitten gegen das Zellennetz ziemlich scharf abgesetzt erscheint. Man kann diese zwei Mesodermplatten zusammen als neuen Keimstreifen bezeichnen, da sich aus ihm genau dieselben Organe hervorbilden, wie beim Embryo; ehe aber aus ihm die neuen Dissepimente, Borstenbüschel, Muskeln, Segmentalorgane und Gefässe hervorgehen, zerfällt er, wie der embryorale Keimstreif oder wie der am natürlichen Afterende aller jungen Anneliden und Annelidenlarven entstehende, in Ursegmente.

Das Nervensystem ist noch genau in derselben Lage, wie in allen ausgebildeten Gliedern. Im ersten Schnitt (Taf. VI, Fig. 1) sind noch die drei Ganglienknoten gut ausgebildet, im zweiten fehlt der eine seitliche ganz, im dritten sind nur noch die beiden Nervenfaserzüge vorhanden, im vierten aber treten schon wieder einige Ganglienzellen auf (Taf. VI, Fig. 4). Die Längscomissur, welche die beiden Ganglien der Segmente Bx und C1 (Taf. VI, Fig. 7) trennt, ist ebenso dick, wie zwischen zwei normalen Gliedern, und nur wenig länger. Man kann daher auch noch nicht entscheiden, ob hier wirklich eine Dehnung der Nervenstränge stattgefunden habe, oder ob die durch die Einschiebung der neuen Knospungszone natürlich bedingte Verlängerung derselben nicht etwa hervorgerufen sei durch eine Vermehrung ihrer Elemente.

Dicht unter dem Nervensystem liegt, so ziemlich überall die Mitte einnehmend, ein Zellstrang (Taf. VI, Fig. 1—4 ch), dessen Elemente ziemlich unregelmässig gruppirt sind, und in ihrem Aussehen genau mit den am Schwanzende als Chordazellen aufgefassten Zellen übereinstimmen; ihre Kerne sind immer gross, glashell und mit einem grossen, stark lichtbrechenden Kernkörperchen versehen. Diese Chordazellen kommen aber nicht blos hier vor, sondern sie liegen bald in langen Strängen, bald in einzelnen Fetzen selbst in den ältesten Gliedern unter (über) dem Ganglienstrang (Taf. VIII, Fig. 9 ch.); vor Allem deutlich und stark gehäuft aber sind sie ganz ausnahmslos in einer Knospungszone. Noch deutlicher, als bei Nais tritt dies bei Chaetogaster hervor (Taf. X, Fig. 4 ch.). Das Bauchgefäss liegt immer diesem Zellstrang hart an, mitunter zwischen ihm und dem Darm, meistens aber seitlich abgerückt (Taf. VI, Fig. 1—4 ao.). Im ersten Schnitt nun liegen sechs solcher Chordazellen, gänzlich isolirt von den Mesodermplatten, unter dem Nervensystem; in den drei folgenden Schnitten aber stehen sie in directester Verbindung mit der einen derselben, nämlich mit derjenigen, welche nicht auf der Seite des Bauchgefässes (Taf. VI, Fig. 2—4) liegt. Ich habe mich überall und immer vergeblich bemüht, eine Grenze zwischen den Chordazellen und den Mesodermzellen zu entdecken; trotzdem scheinen die hier mitgetheilten Bilder zu beweisen, dass ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden nicht existiren könne; denn wenn wirklich, wie es häufig den Anschein hat, die Mesodermplatten zum Theil wenigstens durch Wucherung der Chordazellen entstanden wären, so würde diese doch wohl symmetrisch nach beiden Seiten hin vor sich gegangen sein; dass aber eine solche nicht nach der einen Seite hin stattgefunden haben könne, scheint durch die Lage des breiten Bauchgefässes (Aorta) in allen Schnitten (Taf. VI, Fig. 1—4) bewiesen zu werden. Durch andere Schnittreihen bin ich aber doch wieder unsicher gemacht; und dies um so mehr, als es — wie sich später zeigen wird — in manchen Fällen geradezu so aussieht, als wenn auch die beiden seitlichen (Spinal-) Ganglien einen Antheil an der Hervorbringung der beiden Mesodermplatten des neuen Keimstreifens haben könnten. Dem mag nun sein, wie ihm wolle, soviel ist sicher, dass eine Grenze zwischen den Chordazellen und denen der einen Keimstreifhälfte in keiner Weise in diesen Schnitten zu entdecken ist.

Das Herz (Rückengefäss Taf. VI, Fig. 1—4 c.) liegt nicht genau in der Mittellinie, sondern etwas seitlich, aber in allen vier Schnitten dem Bauchgefäss gegenüber. Es ist immer leicht an seinem körnig geronnenen Inhalt zu erkennen.

Die Darmfaserhaut wird bei den Naiden bekanntlich im Rumpfe durch

grosse, runde mit körnig-braunem Inhalt versehene Zellen repräsentirt, welche in den ausgewachsenen Segmenten das Entoderm und die sehr dünne Muskelhaut (?), die ich indessen nie deutlich erkennen konnte, gleichmässig überzieht. Man sieht ihre Zellen als Leberzellen an. Physiologisch mögen sie dies sein, morphologisch sind sie es gewiss nicht, denn sie entstehen nicht aus dem inneren, sondern aus dem mittleren Keimblatt. In den hier beschriebenen vier Schnitten sind diese Körnchenzellen ganz ungleichmässig auf dem Darm zerstreut, sie bilden nirgends mehr eine zusammenhängende Schicht und die Untersuchung einer älteren Zone zeigt denn auch deutlich, dass sie im Bereiche derselben gänzlich fehlen. Dies haben frühere Beobachter schon gewusst, ohne freilich die Erklärung dafür zu geben. Da sie dem Mesoderm angehören, und also aus dem neu angelegten Keimstreifen heraus erst um den Darmtheil der Zone herumgebildet werden sollen, so muss hier der Zusammenhang zwischen den Belegzellen des Darmstückes vor und hinter der Zone zerrissen werden. Dies geschieht einfach mechanisch; denn indem in allen Theilen, deren Continuität nicht aufgehoben werden darf, Neubildungen von Zellen eintreten, fehlen sie hier in den Belegzellen des Darmes, und so werden die alten schon vorher vorhandenen, durch die Einschiebung des Zonendarmstückes auseinandergezerrt. In der Zone, welche in die hier abgebildeten vier Schnitte zerlegt wurde, ist diese Auseinanderzerrung deutlich erkennbar.

Der Darm selbst zeigt endlich eine sehr eigenthümliche Vermehrung seiner Zellen, die ich allerdings nicht sorgfältig genug bis jetzt untersucht habe, um eine genaue Darstellung des feineren histologischen Verhaltens geben zu können. Man sieht in allen vier Schnitten vereinzelte Nester kleiner, dicht gehäufter und stark gefärbter Zellen in der äusseren Wandungshälfte des Darmes; die Zellen dieser Nester zeichnen sich durch die kleinen hellen, mit deutlichem Kernkörperchen versehenen Kerne aus, welche an diejenigen der Zellen im neugebildeten Mesoderm erinnern. Sie können indess nur durch eine Vermehrung einzelner Zellen des Darmepithels, also des Ectoderms entstanden sein; denn sie liegen gänzlich in diesen und innerhalb der Darmfaserhaut. Die Kerne des eigentlichen Darmepithels sind in Folge ungemein schwacher Färbung nur undeutlich zu sehen, ebenso auch die Zellgrenzen nur höchst selten angedeutet.

Im Allgemeinen sind, wie man sieht, die vier Schnitte der Zone so ziemlich gleich gebildet, und die vorhandenen Differenzen in der vorderen und hinteren Hälfte zeigen noch keine Spur so weitgehenden Gegensatzes, wie sie bald darauf hervortreten. Selbst die Grenze, die durch das Dissepiment zwischen beiden Hälften eigentlich angedeutet sein sollte, ist verwischt worden durch die theilweise Resorption desselben oder durch Verschmelzung

mit dem sich neubildenden Keimstreifen. Dieser liegt vollständig neural (ventral) und seine Seitenplatten greifen an der Muskelhaut schon gegen den Rücken des Thieres hin über, ohne aber hier irgendwie mit der Epidermis in Verbindung zu stehen. Ventral dagegen scheint eine solche zwischen der verdickten ventralen Epidermis und den Mesodermplatten vorhanden zu sein. Die cardiale Musculatur ist nirgends unterbrochen; und die Epidermis besteht an der cardialen (dorsalen) Seite noch immer, wie in den ausgebildeten Segmenten, aus einer einfachen Zellenschicht. Aber es ist ebensowenig noch eine Spur der mittleren neuralen Epidermisverdickung zu sehen, welche auf der ventralen Seite in der vordern Hälfte der Zone auftreten muss, wenn anders sich aus dieser ein neuer Rumpf mit allen seinen Attributen in ähnlicher Weise bilden soll, wie die Verlängerung desselben im natürlichen Afterende beständig vor sich geht.

Ganz analog verhält sich einmal die neugebildete Zone bei Nais barbata, welche sich, wie hier, zwischen zwei alte Segmente einschiebt; ebenso bei N. proboscidea die zweite Zone, welche mit Ueberspringung eines alten Gliedes (Taf. VI, Fig. 8 z_2; Taf. VII, Fig. 8 z_1) das Vorderthier um ein Segment verkürzt, um dieses dem nächst hinteren, durch Knospung entstandenen Zooid mitzugeben. Auf diese Schnitte werde ich weiter unten zurückkommen, wenn es sich darum handelt, die eigenthümliche Verwachsung der Kopf- und Rumpfzone bei Nais proboscidea genauer zu untersuchen.

Es bildet sich hiernach die erste Anlage einer Theilungszone durch Vermehrung der Epidermiszellen an den beiden Seitentheilen und durch Einwucherung derselben im Bereiche der Seitenfelder; sie tritt in allen drei Räumen ein, durch welche die seitlichen Muskel des Seitenfeldes unter einander und von den beiden medianen Muskelplatten getrennt sind. Ein Gegensatz zwischen den zwei Hälften einer solchen Zone ist anfänglich nicht vorhanden, und so sind also Kopf- und Rumpfzone nicht durch die primäre Entstehung ihres ungegliederten Keimstreifens, sondern nur durch die Verschiedenartigkeit ihrer späteren Umwandlung unterschieden.

Die grossen und bedeutungsvollen Unterschiede in der weiteren Umbildung der beiden Zonenhälften lassen sich nur durch gesonderte Betrachtung der Entwicklung der Rumpf- und Kopfzone genügend hervorheben. Festzuhalten ist dabei, dass sie ihrer ersten Entstehung nach vollständig gleich sind.

B. III. Die weitere Entwicklung der Rumpfzone.

Die Verhältnisse bei der weiteren Ausbildung der Rumpfzone schliessen sich in Bezug auf die Entstehung der Ursegmente und deren Gliederung,

des Nervensystems, der Borstenbüschel etc. durchaus an diejenigen an, welche ich bei dem Wachsthum des freien Afterendes beschrieben habe; wie denn ja auch jede zwischen zwei ausgebildete Zooide eingekeilte, knospende Rumpfzone ein freies Afterende erhält, wenn sich jene beiden trennen. Ich brauche auf diese Vorgänge hier nur soweit einzugehen, als sie dazu dienen können, einige abweichende Erscheinungen zu erläutern, welche immer dann sich darbieten, wenn diese Rumpfzone wächst, so lange die beiden älteren, durch jene getrennten Zooide noch im Zusammenhang bleiben.

Dieser Zusammenhang wird aber allmälig gelöst; und bei der Vorbereitung zu der Ablösung des hinteren Zooids vom vorderen treten eine Reihe eigenthümlicher Veränderungen in der Lagerung verschiedener Organe der Rumpfzone, so namentlich der neuralen Musculatur und der Nerven ein, die ausführlich erörtert werden müssen.

Die Rumpfzone charakterisirt sich vor Allem durch die allmälige Ausbildung einer medial und ventral gelagerten Ectodermknospe, welche genau in derselben Weise das centrale Ganglion oder das centrale Nervensystem liefert, wie dieses im wachsenden Afterende aus einer ähnlichen Verdickung der Epidermis hervorgeht. Am übersichtlichsten lässt sich das Auftreten dieser Ectodermknospe an optischen Längsschnitten darstellen, welche leicht an den passend zubereiteten und sehr durchsichtigen Exemplaren von Nais barbata zu gewinnen sind; die gleich zu beschreibenden Bilder wurden mit der Camera nach solchen in genauer Profillage liegenden und in Grösse so ziemlich übereinstimmenden verschiedenen Ketten angefertigt. Um durch die äusserlich die verschiedenen Regionen leicht unterscheidenden Borstenbüschel auch dem Auge die einzelnen Zonen und ihre Abtheilungen zu bezeichnen, habe ich — was streng genommen nicht richtig ist — diese in den einen Längsschnitt darstellenden Bildern (Taf. VIII, Fig. 11—14 von Nais barbata) mit hinzugefügt. Dadurch entstehen allerdings schematische Bilder; doch wusste ich mir nicht anders zu helfen, denn für das Auge waren die aufeinanderfolgenden Stadien in den relativen Verhältnissen ihrer einzelnen Theile nicht anders zu bezeichnen. Durch die Borstenbüschel sind nämlich Kopf und Rumpfglieder scharf von einander unterschieden. Jene entbehren bei N. proboscidea und barbata aller Rückenborsten, und zwar nicht deshalb, weil hier früher vorhandene Rückenborsten ausgefallen seien [1], sondern weil sie überhaupt nicht angelegt

[1] In den verschiedenen Arbeiten über Entwicklung der Meeresanneliden begegnet man häufigen Angaben über das Ausfallen von Borstenbüscheln in den vorderen Segmenten eines jungen Ringelwurms. Da ich hierüber keine eigenen Erfahrungen habe, so kann ich auch nicht behaupten, dass jene Bemerkungen falsch

werden. Alle Figuren sind bei gleicher Vergrösserung gezeichnet und so orientirt, dass immer das vordere Individuum A links steht.

In der ersten Figur (Taf. VIII, Fig. 11) hängt am letzten Segmente von A, welches durch die gut ausgebildeten dorsalen und ventralen Borsten bezeichnet ist, eine kurze Rumpfzone mit nur drei, durch Bauchborsten bezeichneten Segmenten, Rückenborsten fehlten noch. Ventral liegt genau in der Mittellinie eine Ectodermknospe (Taf. VIII, Fig. 11 n_1), die vorn stumpf abgeschnitten endigt, hier auch schon durch eine schwache auf $^1/_3$ etwa eindringende Furche von der unterliegenden Epidermis abgetrennt ist, hinten aber rasch mit der letzteren verschmilzt. Vor dem stumpfen Ende dieser Ectodermknospe — welche die Anlage des centralen Nerven-systems darstellt —, ist die Epidermis schwach eingebuchtet, aber noch nicht verdickt.

In der nächsten Figur (Taf. VIII, Fig. 12) ist die Rumpfzone von A' reichlich doppelt so lang geworden. Auf der Bauchseite stehen schon fünf, auf der Rückenseite nur drei Borstenbüschel; diese letzteren treten überhaupt immer etwas später auf, als jene. Das hängt offenbar damit zusammen, dass die Mesodermplatten früher am Bauche entstehen, und hier auch eher in ihre Glieder zerfallen, als am Rücken; damit stehen die durch Querschnitte gewonnenen Resultate in völligem Einklang. Vor der entsprechend verlängerten, und stark von der Epidermis abgesetzten Ectodermknospe hat sich der kurze Raum zwischen ihrem stumpfen Vorderende und dem letzten alten Borstenbüschel von A zu einer ganz winzigen neuen Zone (Taf. VIII, Fig. 12 z_1) verdickt. Beachtenswerth ist ferner, dass durch beide Reihen der Borstenbüschel das allmälige Fortschreiten der Segmentirung von vorn nach hinten sehr deutlich bezeichnet wird, und zweitens, dass das erste grösste und auch älteste Bauchborstenbüschel dicht hinter der Vorderspitze der Ectodermknospe steht.

In der dritten Figur (Taf. VIII, Fig. 13) hat die Rumpfzone von A' bereits mehr als das Fünffache ihrer Länge in der ersten Figur erreicht;

seien; dennoch kann ich den Gedanken nicht unterdrücken, es möchten dieselben in einigen Fällen wenigstens auf mangelndem Verständniss der Entwicklungsvorgänge beruhen; denn aus M. Edward's Beobachtungen an Terebella geht zweifellos hervor, dass auch bei den polychaeten Anneliden neue Kopfglieder vor dem ältesten Rumpfgliede eingeschoben werden. Da wäre es denn doch nicht unmöglich, dass einige Beobachter, unbekannt mit der wirklichen Entwickelung des Kopfes bei den Anneliden, die jungen Kopfglieder für alte Segmente angesehen hätten, denen die alten Borsten ausgefallen wären. Bei Capitella geht indessen wirklich, wie Claparède genau beschrieben hat und ich bestätigen kann, ein solcher Borstenwechsel in den vordersten Segmenten vor sich.

Bauchborstenbüschel sind sieben vorhanden, Rückenborsten nur fünf; die neue Zone z_1 hat sich gleichfalls sehr in die Länge gezogen und es tritt in ihr schon eine Andeutung der feinen äusseren Furche auf, welche sie in eine für A′ bestimmte Kopfzone und in eine A″ angehörende Rumpfzone zu theilen besimmt ist. Dem entsprechend ist ihr vorderer Abschnitt auch schon erheblich in der Epidermis verdickt: eine Andeutung der nun gleich darnach auftretenden zweiten Ectodermknospe.

Im vierten Bilde endlich (Taf. VIII, Fig. 14) hat sich die Kopfzone von z_1 mit der Rumpfzone von z vereinigt, und so A′ vervollständigt, in dessen Rumpftheil nun schon neun Segmente deutlich durch Bauchborsten bezeichnet sind. In der Rumpfzone von z_1 sind noch keine Segmente oder Borsten zu erkennen; aber die stark verdickte Ectodermknospe (Taf. VIII, Fig. 14 n 2) beginnt sich vorn mit stumpf abgerundetem Ende scharf von der darunter liegenden Epidermis abzuheben, und vor ihr tritt schon eine schwache Epidermisverdickung, Andeutung einer neuen Zone z_2, auf. Damit ist das an Profilbildern der Rumpfzone zu sehende erschöpft.

Ganz ähnlich verhält sich Nais proboscidea. Es kommen indessen bei beiden Arten Abweichungen vor, welche ich hier nicht weiter beschreiben kann, die aber vielleicht einmal mit später zu schildernden eigenthümlichen Variationen in den specifischen Charakteren der Naisarten und ihrer Lebensweise in Zusammenhang gebracht werden könnten.

Die Untersuchung der Durchschnittsreihen verschiedenen Alters giebt Aufschluss über eine Reihe wichtiger Veränderungen in der allmälig sich verlängernden Rumpfzone. Man darf dabei nicht vergessen, dass diese Verlängerung ungemein stark ist; vor Auftreten der Knospungszone waren die zwei Nachbarsegmente A^x und B_1 nur durch ein dünnes Septum getrennt; wenn B durch die Kopfzonenhälfte vervollständigt zur Ablösung bereit ist, (wie in Taf. VIII, Fig. 13), so hat die zugehörige und davorliegende Rumpfzone eine Länge erreicht, welche die eines normalen Segmentes um mehr als das Doppelte übertrifft. Es müssen also die zwischenliegenden Organe um ebensoviel verlängert worden sein; dass dies beim Darm, der Epidermis und dem neuen Mesoderm durch Neubildung von Zellen geschieht, geht ohne Weiteres aus der obigen Schilderung der Structur einer jungen Knospungszone hervor. Aber auch die Muskelplatten und die Nervenstränge von B und A bleiben mit einander in Verbindung, wie einerseits aus der Bewegungsweise einer solchen Kette hervorgeht, andererseits aus der Beobachtung, dass eine Berührung des Hinterendes von B immer durch Bewegungen, die am Kopfe von A beginnen, beantwortet wird. Zuerst ist der Zusammenhang durch die Muskel noch ziemlich fest; hat aber die Knospungszone erst einige Kopfsegmente entwickelt, so löst sich

das vordere vom hinteren Thier ungemein leicht in der durch die äusserlich sichtbare Ringfurche angedeuteten Grenze zwischen Kopf- und Rumpf-Zone. Der Vorgang, welcher diese immer zunehmende Lösbarkeit der zwei Hälften einer Knospungszone bedingt und allmälig zu der normalen Trennung beider Zooide führt, ist durch Querschnitte leicht festzustellen.

Vorausschicken muss ich noch, dass die Trennungsfurche zwischen A und B zuerst an der Neuralseite durchschneidet, sodass sich hier, an der Stelle des neuen Mundes von B, die neue Schlundwandung mit der ventralen Epidermis in Verbindung setzen kann, während die beiden Thiere noch dorsal an einander hängen. Schliesslich stehen sie nur noch an der Spitze der Stirn — bei N. proboscidea unterhalb des Stirnfühlers — miteinander in Verbindung und das Herz geht selbst dann noch von einem zum andern Thier, obgleich sonst fast in allen übrigen Theilen vollständige Lösung eingetreten ist. Trennt man nun beide von einander, so tritt gewöhnlich aus der kleinen Stirnwunde ein Häufchen von Zellen der Leibeshöhle, mitunter selbst noch das Vorderende des Gefässes heraus; diese Stelle des letzten Zusammenhanges ist häufig durch eine schwache trichterförmige Einsenkung und einen dieser letzteren entsprechenden Zellhaufen in der Kopfhöhle bezeichnet.

Aus den oben besprochenen Durchschnitten einer jungen Knospungszone ist ersichtlich, dass anfänglich alle Muskelbänder in typischer Anordnung durch diese hindurchgehen. Zwischen den, den zwei ventralen Borstenbüscheln entsprechenden Stellen liegt die neurale Muskelplatte (nm.), deren zwei sie zusammensetzende Theile vollständig zusammenhängen (Taf. VII, Fig. 7); die zwei seitlichen, durch eine Zellgruppe getrennten Muskel gehen in die entsprechenden der normalen Segmente über (lm. und $lm._1$) und sie sind durch einen kleinen Zwischenraum getrennt von der ganz zusammenhängenden cardialen Muskelplatte (c. m.). Ebenso gehen die beiden Nervenstränge durch die Zone ununterbrochen hindurch.

Dies Verhältniss bleibt längere Zeit so ziemlich gleich; auch wenn die Rumpfzone durch die sich in ihr bildende Ectodermknospe schon stark verändert worden ist und selbst schon die Gliederung in einzelne Ursegmente begonnen hat, so stehen doch noch die alten, nun durch die stark verlängerte Zone getrennten Glieder A^x und B_1 sowohl durch die Nervenstränge, wie durch die Muskelplatten mit einander in Verbindung (natürlich auch durch den Darm, dessen Verlängerung durch Zellwucherung keine Schwierigkeiten bietet). Ich habe von dem in Taf. VI, Fig. 8 in der Profillage gezeichneten Thiere eine vollständige Serie klarer Querschnitte vor mir liegen, in denen allen sämmtliche genannte Muskeln aufzufinden sind; aber mit der neuralen Muskelplatte ist eine sehr eigen-

thümliche Lagerungsveränderung vor sich gegangen, welche durch die allmälig von vorn nach hinten immer weiter fortschreitende neue Ectodermknospe — Anlage des neuen centralen Nervensystems für das Zooid A' — bedingt wird. In dem Masse nämlich, wie diese Ectodermknospe länger wird, schiebt sie sich zunächst an ihrem vorderen Ende immer weiter nach innen vor — genau wie bei dem Wachsthum des freien Afterendes — und hebt dabei sowohl den darunter liegenden doppelten Nervenstrang, wie die gesammte alte neurale Muskelplatte empor. Zugleich krümmt sich diese mit ihren beiden Rändern nach der Mittellinie vor, sie zerfällt unregelmässig in einzelne Fasergruppen und so geräth sie allmälig ganz tief ins Innere (Taf. VI, Fig. 5, 6, 9, 10 nm), und wird dabei oben von der stark verdickten und schon deutlich als neues centrales Neryensystem charakterisirten Ectodermknospe (Taf. VI, Fig. 5, 6 n.) bedeckt; seitlich aber wird die Summe jener Stränge der alten Muskelfasern und Nervenfasern von den beiden neuen Mesodermplatten (Taf. VI, Fig. 5, 9) eng umfasst. Die beiden alten Nervenstränge sind immer noch deutlich erkennbar in allen Schnitten ohne Ausnahme; aber sie sind viel dünner, als in den vier Schnitten der ganz primitiven Knospungszone. Gleichzeitig mit dieser Veränderung in der Lage der neuralen Muskelplatte geht auch eine solche mit den beiden seitlichen Muskelplatten vor sich. Während diese in den ausgebildeten Segmenten sehr breit sind und für die beiden Borstenbüschel, sowie den Zellstrang der Seitenlinie nur wenig Raum lassen — auch noch in der ganz jungen Knospungszone (Taf. VI, Fig. 1—4) —, haben sie sich in den hier besprochenen Querschnitten einer etwas längeren, also älteren Rumpfzone stark zusammengeballt und die Zwischenräume zwischen ihnen und den andern Muskeln sind dadurch erheblich grösser geworden (Taf. VI, Fig. 5, 6, 9). Am weitesten ist nun der Raum zwischen beiden, wo in normalen Segmenten die Seitenlinie liegt (Taf. VI, Fig. 5, 6, 9). Die neuralwärts gelegene seitliche Muskelplatte liegt in den vordersten Schnitten, wo das neue Centralnervensystem (Taf. VI, Fig. 9) sich gerade vom Ectoderm zu sondern beginnt, hart am äusseren Rande dieser Ectodermknospe; von ihr aus geht eine feine Linie, welche die letztere von den medialen Parthien des Mesoderms deutlich abtrennt (Taf. VI, Fig. 9), ab und trifft mit der von der entgegengesetzten Seite kommenden so zusammen, dass die beiden neuen Nervenfaserstränge (Taf. VI, Fig. 9 ns') neuralwärts von ihnen, dicht unter ihr aber die zusammengeballten alten Neuralmuskeln und Nerven liegen (Taf. VI, Fig. 9 ns). Von einer neuen neuralen Muskelplatte ist noch nichts zu sehen, und die Trennung der Ectodermknospe von der eigentlichen Epidermis ist erst in der Mittellinie schwach angedeutet; es gehört das sich neubildende Nervensystem mit seinem centralen Theil noch immer

der Epidermis an. Trotzdem sind in ihr deutlich die beiden neuen Längsnerven vorhanden (Taf. VI, Fig. 9); sie zeichnen sich sogar jetzt schon durch besondere Verwandtschaft zum Gold aus, und ich habe vielfach solche Durchschnitte gehabt, in denen beim ersten Anfang der beginnenden Färbung sowohl die neuen, wie die alten Nerven dunkel gefärbt, die umgebenden Zellen und Fasern noch hell waren. Leider dunkelten diese Schnitte allmälig so nach, dass sie ganz undurchsichtig wurden.

Endlich sieht man in dem vorletzten Schnitte (Taf. VI, Fig. 10, l. m.) hart an der cardialen Kante der neuralen Seitenmuskelplatte eine Zellgruppe schwach von den umgebenden Zellen des noch fast unsegmentirten Mesoderms abstehen; sie scheint in dem letzten Schnitt, wo der Uebergang in das alte zu A′ gehörende Segment A^x stattfindet, mit der ihr zunächst liegenden Muskelplatte zu verschmelzen. Aus den Schnitten einer älteren Rumpfzone ergiebt sich nun, dass diese Zellgruppen Anlagen neuer Muskelfasern sind, welche in dem Maasse, wie der alte neurale Lateralmuskel zu dem neuen Nervensystem in Beziehung tritt, ihrerseits an die Stelle des neuralen Seitenmuskels geschoben werden. Dies Verhältniss kann erst durch die Schilderung der nächsten Querschnittserie erläutert werden.

Im Entoderm des neugebildeten Zonenstücks des Darms ist gegen früher eine Veränderung dadurch eingetreten, dass die ursprünglich in der ganz jungen Zone isolirt auftretenden Zellnester sich überall mit einander vereinigt haben, sodass nun dieses neue Darmstück ein geschichtetes Epithel hat, in dessen Dicke oft drei, selbst vier Zellen liegen. Gleichzeitig sind die grossen, gelbbraunen gekörnten Zellen der Darmfaserhaut — wie sie für die Naiden so charakteristisch sind — völlig verschwunden; doch umgiebt eine dünne Zelllage, deren Elemente mit denen der Mesodermplatten recht sehr übereinstimmen, die Darmschleimhaut. Ob sie wirklich aus dem neuen Mesoderm entstanden ist und sich allmälig vom Bauche her um den Darm herumgelegt hat, kann ich nicht entscheiden; doch ist dies wahrscheinlich.

Wenn man nun die hier beschriebenen und abgebildeten Schnitte mit den früher besprochenen vom natürlichen Afterende vergleicht, so leuchtet die grosse Uebereinstimmung des Vorganges ein, und man wird jetzt schon geneigt sein, zuzustimmen, wenn ich sage, dass auch hier, wie dort, die Verwachsung der centralen ungegliederten Ectodermknospe mit den beiden medialen Parthieen des Mesoderms zur Gesammtanlage des Bauchmarks ersichtlich ist. Deutlicher wird dies noch durch die nächste Schnittserie gemacht werden. Ein doppelter, wesentlicher Unterschied aber besteht dennoch: hier bei der Einschiebung einer neuen Knospungszone zwischen zwei alte Glieder werden die alte Neuralmuskelplatte und der alte Nerven-

strang gänzlich verschoben und verändert und so durch die Ectodermknospe nach innen gegen den Darm hin gedrückt, dass nun der alte Nervenstrang diesem viel näher liegt, als der Aussenfläche der Epidermis; dort bei dem freien auswachsenden Afterende erfolgt einfach ein Wachsthum der vorhandenen Theile von vorn nach hinten, ein Zuwachs derselben durch die am Afterende vorhandene Embryonalmasse, welche sich in der früher beschriebenen Weise in die einzelnen Theile gliedert. Aber es liegt auf der Hand, dass diese Differenz keine principielle sein kann, sondern eben bedingt ist durch die Einschiebung einer neuen, einen embryonalen Charakter tragenden Zone zwischen zwei alte Glieder. Würde hier eine Lösung des Zusammenhanges der beiden letzteren gleichzeitig mit der Anlage der Zone, welche ja nur aus Zellen besteht, eintreten, so würde wohl die leiseste Bewegung das Vorderthier A vom Hinterthier B trennen, da beide dann ja nur sehr locker durch Zellen verbunden wären. Mit solcher frühzeitigen Trennung aber würde das Zooid B wohl sehr geschädigt, vielleicht selbst zerstört werden, da es sich ja erst mit der hintern Hälfte der neuen Knospungszone zu einem neuen, lebensfähigen Thier vereinigen soll, diese aber zu ihrer vollen Ausbildung nach Müller's Beobachtungen ziemlich lange Zeit braucht. Der durch Muskel, Nerven und Darm vermittelte Zusammenhang von A und B aber gestattet der Zone, alle ihre Theile gut auszubilden; in dem Masse, wie diese sich der Vollendung nähern, wird jener Zusammenhang der Fasern lockerer, bis sie sich endlich in der Furche zwischen Kopf- und Rumpf-Zone ganz trennen.

Wie aber geschieht es, dass die Trennung der Muskel- und Nervenfasern nicht früher eintritt, obgleich deutlich der Zwischenraum zwischen den Borstenbüscheln A_x und B_1 — welche vorher nur um die normale Länge eines Segmentes auseinanderstanden — grösser geworden ist durch die Einschiebung der neuen Zone? Es wäre einmal möglich, dass sich hier, wie in den übrigen Organen (Darm, Epidermis etc.) durch Einschiebung neuer Elemente die alten Fasern verlängerten. Bei den Muskelplatten könnte man zweifelhaft sein, ob eine solche Neubildung nicht wirklich stattfände, bei den Nervenfasern aber nicht; denn hier fehlen alle zelligen Elemente dazu, und die umgebenden Theile sind vielmehr in offenbarer Degeneration begriffen. Es leidet für die Längsnerven keinen Zweifel, dass sie in dem Masse, wie die Knospungszone sich verlängert, gedehnt werden müssen; damit steht in Einklang, dass ihr Querschnitt immer dünner wird, je mehr die Zone sich verlängert. Aber auch für einzelne Muskelplatten glaube ich das Gleiche behaupten zu dürfen; auch sie unterliegen einer allmäligen Streckung, wie das namentlich für die alte neurale Musculatur ungemein deutlich ist; sie wird ersetzt durch eine neue, ganz und gar aus ihrer Lage

gebracht und zerfällt dabei in deutlichster Weise; trotzdem aber bleibt sie continuirlich selbst durch alle Schnitte einer ganz alten Knospungszone hindurch bestehen. Es muss hier eine Dehnung ihrer Elemente stattgefunden haben; Beweis dafür ist die Beobachtung, dass gerade, wie bei den Nerven, ihr Querschnitt sich verkleinert in dem Masse, wie die Zone länger wird.

Dagegen scheint die cardiale Musculatur sich durch Einschiebung neuer Muskelzellen zu verlängern; denn ihre Ausdehnung, welche etwas mehr als der Hälfte des Querschnittsumfanges entspricht, bleibt immer dieselbe, nie ballt sie sich zusammen, wie die neurale Muskelplatte und ebensowenig lockert sich der Zusammenhang ihrer Fasern. Unter solchen Umständen muss wohl eine Einschiebung neuer Muskelelemente angenommen werden; auch ist immer in der ganzen Länge einer Knospungszone eine Zellschicht über der cardialen Muskelplatte ausgebreitet, welche direct vom Mesoderm herzustammen scheint. Diesen Punkt habe ich, da er mich zu sehr auf das Gebiet histologischer Liebhabereien geführt haben würde, nicht weiter untersucht, als nöthig war, um festzustellen, dass niemals weder in jungen noch alten Knospungszonen die cardiale Muskelplatte unterbrochen wird. Die Bedeutung dieser Thatsache für die Entwickelung des sogenannten Gehirns wird erst weiter unten klar hervortreten können.

Trotzdem aber so in dem alten Nervenstrang und einzelnen Muskeln eine offenbar fortschreitende Degeneration und Rückbildung erfolgt, scheinen doch beide Theile ihre besondere Leistungsfähigkeit bis zum letzten Augenblick zu behalten; denn es bewegen sich — wie ich schon oben hervorgehoben habe — alle Thiere einer Kette so miteinander, als wären sie ein Thier und eine Reizung ihres Hinterendes bedingt allemal eine spontane und rasche Fortbewegung des vordersten Thieres: zum Beweis, dass die Nervenleitung zwischen beiden nie aufgehoben wird.

Die älteste Rumpfzone (Taf. VII, Fig. 1—6, 8), welche dicht vor der Ablösung des ihr anhängenden Zooids B steht, hat bei N. proboscidea eine Länge, welche die eines normalen Segmentes von A fast um das Dreifache übertrifft. Bei der Präparation der Kette hatten sich beide Thiere von einander getrennt, was dann kaum mehr zu verhindern ist; aus dem so künstlich gebildeten After von A, der sehr bald darauf zum natürlichen geworden wäre, hing ein Fäcesballen heraus. Eine neue Knospungszone (Taf. VII, Fig. 8 z_1) hatte sich bereits zwischen dem letzten (A_x) und vorletzten (A_{x-1}) Gliede von A eingeschoben, und in der Rumpfzone von A, waren bereits mindestens elf Segmente angelegt mit ebensoviel Bauchborstenbüscheln und neun Rückenborstenbüscheln. Die vordersten derselben waren die grössten; doch waren sie immer noch, namentlich die

Rückenborsten, erheblich viel kürzer, als die Borstenbüschel des Segmentes A_x, welches ja, wie bekannt, zu einem integrirenden Bestandtheil des neuen Zooids A, wird, indem das älteste erste Körperglied der neuen Rumpfzone z und das jüngste Kopfglied der Kopfzone der neuen Knospungszone z_1 jenes zwischen sich nehmen und mit ihm verwachsen.

Der zweite, dicht vor dem After geführte etwas defecte Schnitt war schräg gegangen (Taf. VII, Fig. 1); zum Glück waren wesentliche Theile nicht verletzt worden. Rechts im Durchschnitt fehlen alle Muskeln; die cardiale Muskelplatte fehlt gleichfalls vollständig, nur links sind die beiden seitlichen vorhanden (Taf. VII, Fig. 1 l.m.). Beide aber sind ungemein zugespitzt, und der sie trennende Zwischenraum der Seitenlinie ist ganz unverhältnissmässig gross. In der neuralen Mittellinie endlich sind nur noch ganz undeutlich einige verdünnte Muskelfasern und die sehr kleinen Nervenfasern zu erkennen (Taf. VII, Fig. 1 ns). Die Epidermis hat sich zu einem starken mehrschichtigen Ectoderm verdickt; aber ihre beiden neuralen Hälften sind durch eine sehr tiefe Furche, welche fast bis auf die darunter liegende alte neurale Muskelplatte herabgreift, getrennt. Diese Furche kehrt in sehr ausgesprochener Gestalt immer wieder, wenn die zwei Individuen dicht vor der Trennung stehen; bei Eintritt derselben greift sie über in den neu sich bildenden After, wird dann aber rasch durch das Auswachsen des Hinterendes abgeflacht. Sie ist indessen am Hinterende aller Knospungszonen und auch am freiwachsenden Afterende (Taf. V, Fig. 3, 4) immer deutlich zu erkennen. Ich werde sie hier, wie dort, die Neuralfurche nennen. Schliesslich ist in Bezug auf den hier abgebildeten Schnitt noch hervorzuheben, dass der Zusammenhang der (gelben) Mesodermplatten mit dem (blaugrauen) Ectoderm an einigen Stellen ungemein deutlich ist.

Im nächstfolgenden Schnitt (Taf. VII, Fig. 2), welcher ganz vollständig ist, sind rechts wie links die beiden Seitenmuskeln vorhanden, ebenso tritt schon die cardiale Muskelplatte auf; und unter der medianen Ectodermknospe liegt in einem kleinen Hohlraum die ungemein stark verdünnte, alte neurale Musculatur mit den beiden Nerven deutlich erkennbar (Taf. VII, Fig. 2 und Fig. 4 n. s. + n. m). Die Ectodermknospe (ek) springt buckelig gegen den Darm hin vor; die tiefe Neuralfurche flacht sich in diesem Schnitt plötzlich ab, ohne freilich ganz zu verschwinden und an der entgegengesetzten (dorsalen) Seite der Ectodermknospe liegen schon, hart der alten Neuralmuskelplatte angränzend, zwei kaum bemerkbare neue Nerven, obgleich jene sich noch in keiner Weise von der Epidermis (Ectoderm) abgelöst hat. Dort, wo die Ectodermknospe in die minder stark verdickten Seitentheile der Epidermis abfällt, liegt die neurale seitliche

Muskelplatte (Taf. VII, Fig. 2 l. m.), die durch einen ungemein weiten Zwischenraum der Seitenlinie von dem cardialen Seitenmuskel getrennt ist.

Im nächstfolgenden Schnitt haben sich diese Verhältnisse nur wenig verändert (Taf. VII, Fig. 3). Die Ectodermknospe (ek) springt sowohl nach aussen, wie nach innen ziemlich weit vor; auf der Bauchseite ist die flache Neuralfurche (n) deutlich erkennbar. In ihr trennt sich schon die centrale Parthie von einer äusseren Lage von Zellen durch eine in der Mittellinie zuerst beginnende Spalte; die beiden neuen Nervenstränge sind schon recht deutlich (n. s'), ebenso die unter ihnen liegenden alten (n. s); auch die alten neuralen Muskelfasern (n. m.) sind erkennbar, während eine neue neurale Muskelplatte noch gänzlich fehlt. Eine Gliederung des Mesoderms ist noch nicht eingetreten.

Im fünften Schnitt endlich (Taf. VII, Fig. 4) beginnt die Vervollständigung der Musculatur. Die Neuralfurche ist noch immer vorhanden, obgleich die Ectodermknospe sich bereits von der über ihr liegenden Epidermis gänzlich getrennt hat; von den beiden neuralen Seitenmuskeln (l. m.) her hat sich jederseits eine Neuralmuskelplatte zwischen Epidermis und Anlage des centralen Nervensystems eingeschoben (n. m'.), welche jedoch noch nicht bis zur Mittellinie vorgedrungen ist. Das centrale Nervensystem besteht aus zwei deutlichen Hälften, welche durch einen genau die Mittellinie einnehmenden, keine Zellen enthaltenden schmalen Spalt getrennt sind. Die neuen Nervenstämme (n. s') sind dicker geworden; dicht unter ihnen liegen, von ihnen nur durch eine feine Membran getrennt, die alten Muskelfasern und Nerven in einem Strang (n. m. und n. s) zusammengeballt. Zwischen dem alten neuralen und dem alten cardialen Seitenmuskel liegt endlich eine dritte Seitenmuskelplatte (Taf. VII, Fig. l. m'), welche in den hinteren Schnitten fehlte und hier zuerst in Form ganz feiner mit Zellen verbundener Blättchen auftritt.

Wir haben also in diesem Schnitt drei Seitenmuskeln; den ausgebildeten Segmenten aber kommen ausnahmslos nur zwei zu. Man würde vielleicht annehmen mögen, es sei hier etwa nur eine Abnormität beschrieben. Dieser Einwand wird widerlegt durch die Thatsache — die ich nicht erst durch zahlreiche Abbildungen zu belegen brauche —, dass ausnahmslos in allen von mir geschnittenen Kopfzonen von N. proboscidea und barbata dieser dritte Seitenmuskel zwischen den beiden ursprünglich vorhandenen gefunden wurde. Selbst in sehr jungen Zonen kann man schon die Vorbereitungen zu seiner Ausbildung erkennen; es liegt in den vorhin besprochenen Schnitten (Taf. VI, Fig. 6, 9, 10) eine Zellgruppe dem neuralen Seitenmuskel so an, dass er unbedingt auf diese zurückgeführt werden muss. Allerdings stossen dort der alte neurale Seitenmuskel und die Zell-

gruppe, aus deren Umwandlung der neue Seitenmuskel entsteht, hart an einander an; während in dem hier zuletzt besprochenen Schnitt beide Muskeln durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt sind. Diese Trennung beider erfolgt einfach durch das allmälige Wachsthum und ihre dadurch hervorgerufene Lageveränderung: es wird nemlich der alte neurale Seitenmuskel (Taf. VII, Fig. 4 l. m.), von dem aus die neuralen Muskelplatten nach oben wachsen, im neuen Zooid zu einem integrirenden Bestandtheil der neuen neuralen Muskelplatte; der neue Seitenmuskel dagegen tritt an seine Stelle und bleibt vom cardialen Seitenmuskel durch die zellige Seitenlinie, von der seitlichen Parthie der neuen Neuralmuskelplatte durch den Zwischenraum getrennt, in welchem die Bauchborsten heraustreten.

Der Zerfall des Mesoderms in Ursegmente ist wahrscheinlich schon in den beiden letzten Schnitten vor sich gegangen; denn im nächsten nun zu besprechenden tritt auch schon die Gliederung jedes einzelnen Ursegmentes in die typischen Theile ein, welche in dem eben besprochenen nur schwach angedeutet waren.

In diesem Schnitt (Taf. VII, Fig. 5) hat sich die neurale Muskelplatte fast vollständig über dem Centralnervensystem geschlossen; zwischen dem cardialen Seitenmuskel und dem Ende der Cardialmuskelplatte heften sich die kleinen, rundlichen Zellsäcke an, in denen später die Rückenborsten (c. b.) entstehen; die Seitenlinienzellgruppe (s. l.) hat sich deutlich abgesondert; in dem einen der Bauchborstenfollikel (n. b.) steckt schon eine Borste, deren Richtung auf den Zwischenraum zwischen dem neuralen (neuen) Seitenmuskel und dem alten Seitenmuskel zustrebt, der nun zur seitlichen Parthie des neuen Neuralmuskels geworden ist. Auch das Nervensystem hat sich vervollständigt und zwar genau in der Weise, wie beim freien wachsenden Afterende: die medialen Parthien der Ursegmente des Mesoderms (spg) — welche die alte zusammengeballte Musculatur und Nervenfasern zwischen sich fassen (Taf. VII, Fig. 3—5) — haben sich mit dem aus der Ectodermknospe hervorgehenden centralen Nervensystem (c. g.) zu einer Masse vereinigt. Aber die in den vorhergehenden Schnitten bestehende scharfe Grenze zwischen dem medianen (centralen) Ganglion und den beiden seitlichen (Spinal-) Ganglien des Mesoderms ist auch hier noch deutlich zu erkennen (Taf. VII, Fig. 4); sie verwischt sich erst weiter nach vorn, wenn durch die allmälige Längsstreckung der einzelnen Segmente eine Zerfällung des ursprünglich ungegliederten Centralnervensystems in einzelne Ganglien hervorgerufen wird. Dass in der That auch hier, wie beim freien Afterende, die sich neubildende Ganglienkette durch Verwachsung eines mittleren, aus dem Ectoderm stammenden, und zweier seitlicher von den medialen Theilen des Mesoderms abgeschnürten Anlagen entsteht, geht wohl

mit ziemlich bedeutender Sicherheit aus den hier besprochenen aufeinanderfolgenden Querschnitten einer vollständig lückenlosen Reihe hervor. Denn wenn man annehmen wollte, dass doch vielleicht die beiden seitlichen Ganglien aus der Ectodermknospe hervorwüchsen, so würde man in dem fünften und sechsten Schnitt (Taf. VII, Fig. 4, 5) die seitlichen Ganglien nicht gleich in ihrer vollen Grösse auftreten sehen, wie doch aus den Abbildungen deutlich hervorgeht; es müsste ferner die dünne Membran, welche in den hinteren Schnitten eine scharfe Grenze zwischen den medialen Parthien des Mesoderms und der Ectodermknospe bildet, durch das seitliche Auswachsen der letzteren verschoben werden, was aber nicht der Fall ist (Taf. VII, Fig. 3, 4); es liesse endlich diese Annahme gänzlich unberücksichtigt, dass hier, wie im freien auswachsenden Afterende, die allmälig von hinten nach vorn immer schärfer hervortretende Absonderung der medialen Mesodermparthien so erfolgt, dass die Grösse und Lage der vom Mesoderm so abgetrennten Zellparthien genau übereinstimmt mit den beiden Zellgruppen, welche sich (Taf. VII, Fig. 3—6; Taf. IX, Fig. 20) in unzweifelhaftester Weise als die seitlichen Ganglien zu erkennen geben. Als weiteres Argument gegen solche etwa zu machende Einwände könnte endlich auch noch die Lagerung der alten neuralen Musculatur und der alten Nerven Taf. VII, Fig. 3 6) angeführt werden.

Hervorzuheben ist endlich noch, dass hier die Neuralfurche gänzlich verstrichen, die mediane Spalte aber, welche das centrale Nervensystem in zwei seitliche Hälften theilt, noch deutlich erkennbar ist (Taf. VII, Fig. 4, 5).

Die nun folgenden Schnitte erklären sich von selbst. Im neunten (Taf. VII, Fig. 6), noch mehr im zehnten nicht abgebildeten, hat die neurale Muskelplatte ihre definitive Form angenommen, indem sie sich in der Mittellinie vollständig geschlossen hat, und ihre Seitentheile (die aus den alten neuralen Seitenmuskeln entstanden sind) sich um das Nervensystem herum und in die Leibeshöhle hinein zu krümmen beginnen. Unter den beiden neuen, dicken Längsnerven liegen die alten Nerven und Muskeln, tief zwischen die Seitenganglien eingesenkt; zwischen diesen und dem Darm links die Aorta, in der Mitte Reste der Mesodermzellen, welche genau da liegen, wo auch sonst die Chordazellen vorkommen. Neben den Bauchborstenbüscheln endlich sieht man medialwärts je eine Zellgruppe, aus welcher, wie die darauffolgenden Schnitte lehren, das Segmentalorgan (sg.) hervorgeht. Es war mir unmöglich' an diesen so ungemein kleinen Objecten die erste Entstehung der letzteren zu erforschen; doch schien es mir, als ob sie genau so, wie die Borstenfollikel, aus dem Zerfall der Ursegmente entstünden.

Noch weiter nach vorn zu liegende Durchschnitte dieser Reihe abzubilden, ist überflüssig; doch muss ich bemerken, dass hier an das Vorderende der Zone, also bis an das alte Glied A_x heran (Taf. VII, Fig. 8), die alten Muskelfasern und Nerven unter und theilweise umfasst von dem neuen Nervensystem zu verfolgen waren. Aber sie wurden, je weiter nach vorn zu, um so dünner und mehr und mehr zu einem gemeinsamen Strang zusammengeballt, dessen weitere Schicksale wir jetzt noch kurz verfolgen müssen.

Am Vorderende der Rumpfzone setzt, wie oben angegeben, die Ectodermknospe (Taf. VIII, Fig. 11, 12, 14 n n_1) stumpf und schroff ab; zugleich auch verbindet sich der alte, von der Ectodermknospe emporgehobene Muskel (Taf. VIII, Fig. 12 n. m.) der Rumpfzone mit dem alten des davorliegenden Segmentes, er fällt also auch dicht vor dem Vorderende der Ectodermknospe steil ab, wie in gut gelungenen Längsschnitten oder selbst in optischen Längsschnitten leicht zu erkennen ist. Bildet sich dann vor der Rumpfzone A_1 eine neue Knospungszone z_1 (Taf. VIII, Fig. 12, z_1 13), deren hinterer Abschnitt den Kopf für A_1 liefern soll, so wird nun nicht etwa auch die alte Musculatur in der neuen Kopfzone emporgehoben, sondern es wächst das Vorderende der Ectodermknospe, sich in seine symmetrischen Hälften theilend, nach vorne aus. Gleichzeitig löst sich hier die alte emporgehobene Musculatur in drei isolirte Bündel (Taf. VIII, Fig. 2; Taf. V, Fig. 15), deren mittleres (n. m_b) das centrale Ganglion, deren seitliche (n. m_a und n. m_c) die beiden Spinalganglien steil durchsetzen. Später scheint hier der Zusammenhang unterbrochen zu werden; denn an ausgewachsenen Thieren finde ich wohl noch unter dem Bauchmark des Rumpfes (Taf. V, Fig. 15 n. $m_{a, b, c}$) Reste der alten Muskel in Form dünner, aber durch die ganze Länge des Zooids hindurchgehender Fasern, welche ganz das charakteristische Aussehen echter Muskelfasern haben; aber ich habe vergeblich nach einer Verbindung zwischen ihnen und den neuralen Muskeln des zugehörigen Kopfes gesucht.

Bei dem ausgewachsenen Zooid liegt also zwischen Bauchmark und Aorta eine ganz dünne Muskelplatte in Form dreier isolirter Muskelzüge. Der mittlere liegt genau in der Mittellinie. Von den beiden alten Nerven ist keine Spur mehr zu sehen. Es befinden sich also die mittleren alten Muskelfasern ziemlich genau an der Stelle, wo bei den Oligochaeten die von Leydig entdeckten drei grossen und von ihm als dunkelrandige Nervenfasern beschriebenen Faserstränge liegen. Eine Zeitlang glaubte ich in der That, es seien diese letzteren nur hervorgegangen aus dem Zerfall und eigenthümlichen Umbildung der alten neuralen Muskeln und Nerven; das gleichzeitige Vorkommen beider (Taf. V, Fig. 15 $_x$) an erwachsenen Thieren,

sowie die Lage der Leydig'schen Fasern innerhalb des hier bei Nais sehr feinen Neurilemms schliesst indessen diese Annahme aus.

Ich habe früher in Uebereinstimmung mit Anderen diese Leydig'schen Fasern der Chorda gleichgestellt. Ihre Lage und Structur hier bei Nais, wie überhaupt bei den Anneliden[1]), spricht indessen gegen eine solche Deutung; und da ich nun einen Zellstrang aufgefunden habe, welcher in der Zone, wie im freien Afterende die beiden Mesodermplatten des neuen Keimstreifens trennt und gleichzeitig eine ähnliche Axe bei den Naiden bezeichnet, wie die Chorda dorsalis bei Wirbelthieren, so halte ich es für geboten, jenen ersten Vergleich gänzlich fallen zu lassen. Damit wird freilich scheinbar ein Rückschritt gethan, insofern nun jene drei Leydig'schen Fasern ihre alte problematische Natur abermals annehmen müssen, und das scheinbar hinweggeräumte Fragezeichen wieder aufgerichtet wird. Andere würden vielleicht im Interesse verschwommener Auffassung und unklarer Ausdrücke irgend einen nichtssagenden Vergleich dem Bekenntnisse vorziehen, dass wir einstweilen nichts mit den Leydig'schen Fasern anfangen können; ich meinerseits will lieber eine klare Frage ge-

---

[1]) Diese Leydig'schen „riesigen Nervenfasern“ verlangten wohl einmal eine genauere vergleichende Untersuchung. Dass sie keine echten Nervenfasern sind, scheint durch ihr Verhalten zu Färbungsmitteln angedeutet zu werden; sie färben sich (bei Nais) in Chlorgold gar nicht, die Nervenfasern selbst thun dies aber sehr leicht. Auch Carmin nehmen sie schwer an. Mitunter auch scheint es mir, selbst bei unseren Oligochaeten, als seien es gar keine Fasern, sondern Röhren, in denen eine leicht gerinnbare Substanz liegt. Bei den Meeresanneliden kommen ganz ähnlich aussehende, auch gegen Färbungsmittel sehr indifferente Fasern vor, welche Claparède zuerst sah und ohne Weiteres mit den Leydig'schen Fasern der Oligochaeten identificirte. Er nennt sie aber oft genug Röhren; und in der That haben sie hier, wie ich aus eigener Anschauung von Sabella, Spirographis etc. bestätigen kann, ganz entschiedene Röhrennatur; die sie erfüllende Flüssigkeit gerinnt und bildet dann einen bald der Wand der Röhre anliegenden, bald frei in ihr liegenden Strang. Nie sieht man darin Zellen; die geronnene Flüssigkeit verhält sich gegen Färbungsmittel ganz anders, wie geronnenes Blutplasma, so nimmt es im Pikrocarmin nie die schöne gelbe Farbe an, welche sonst den Verlauf der Blutgefässe ungemein sicher zu verfolgen gestattet. Es können somit keine echten Blutgefässe sein. Bei andern Anneliden wieder scheinen diese Fasern solid zu sein. Bald liegen sie (Lumbricus, Nais etc.) über den Nervensträngen, bald ganz in ihrer Mitte (Polynoe, Nephthys), bald selbst an der unteren Seite (Hyalinoecia), also zwischen den Nerven und ihren centralen Ganglien; bald ist nur ein solcher Strang vorhanden, der dann genau in der Mittellinie liegt (Hyalinoecia tubicola), bald sind es zwei oder drei (Sabella, Lumbricus), ja oft noch mehr (Polynoe (4), Goniada etc.). Ob alle hier besprochenen Elemente wirklich zusammengehören und mit den Leydig'schen Fasern der Oligochaeten zu identificiren sein werden, kann einstweilen nicht entschieden werden.

stellt, als eine unklare Antwort gegeben haben. Es wird hier freilich ähnlich wie in manchen Dingen, so z. B. wie bei der Definition des Wurmtypus in den Handbüchern gehen; man wird, damit das dogmatische und classificatorische Bedürfniss des Menschen befriedigt werde, auch für sie irgend eine beliebige Rubrik machen, zugleich aber auch zugestehen, dass diese eigentlich nichts tauge. Ein Messer, das nicht schneidet, ist schlechter, als gar keines; es ist bekannt, dass man bei seinem Gebrauch eher sich selbst verwundet, als das Brot zertheilt, das man schneiden will. Einfach allerlei Unzusammengehöriges in eine Rumpelkammer werfen, und diese dann einen Typus nennen, scheint mir auch ein stumpfes Messer zu sein; man schneidet der Wissenschaft die Möglichkeit rascher und natürlicher Entwickelung ab, die vor Allem bedingt wird durch möglichst scharfe Sonderung des Bekannten vom Unbekannten, und durch präcise Fragestellung, nicht aber durch im Interesse dogmatischer Lehrthätigkeit gemachte ganz willkürliche, nebelhafte Schematisirung.

Der mehrfach besprochene Axenzellstrang — den ich der Wirbelthierchorda vergleiche — geht übrigens bei der allmäligen Ausbildung der Segmente nicht ganz zu Grunde; er verliert allerdings seinen Zusammenhang, aber die ihr charakteristisches Aussehen nie einbüssenden Zellen bleiben in mehr oder minder grossen Gruppen unter dem Bauchmark und neben der Aorta liegen (Taf. VIII, Fig. 9 ch). Namentlich gehäuft finden sie sich immer in der Nähe einer neuen Knospungszone und es scheint fast, als ob ein Theil der Neuanlage der Kopfzone durch eine Vermehrung dieser Chordazellen bedingt werde.

Es ist hier endlich noch der Entstehung der neuen Musculatur kurz zu gedenken. Aus der oben gegebenen Beschreibung der Durchschnitte verschieden alter Rumpfzonen (pag. 196—202) geht hervor, dass die cardiale Muskelplatte und der cardiale Seitenmuskel, also alle dorsal von der Seitenlinie liegenden Muskeln continuirlich sich verlängern, wie die Zone breiter wird; eine Unterbrechung ihrer Continuität tritt erst bei der Loslösung des hinteren Zooids ein. Es muss also in dem Masse, wie die Zone sich verlängert, auch die Zahl der Muskelzellen in der dorsalen Hälfte zunehmen: die dabei eintretenden histologischen Vorgänge habe ich, als zunächst unwesentlich, ununtersucht gelassen. Die neurale Musculatur wird im ganzen Bereich der Rumpfzone durch die neue Ectodermknospe emporgehoben; zwischen das neue Nervensystem und die Epidermis schiebt sich, von dem Seitenfelde her beginnend, die neue Musculatur ein. Dieser Vorgang wird dadurch eingeleitet, dass der neurale Seitenmuskel (Taf. VII, Fig. 9), sich in zwei Hälften spaltet, deren der Seitenlinie anliegende (l. m.') in gerader Richtung fortwächst; die ventralwärts gelegene Hälfte biegt sich nach unten

und wird zur lateralen Parthie des neuen Neuralmuskels (Taf. VII, Fig. 9 nm'); von ihr aus beginnt die Umwachsung des Nervensystems durch das zuerst an beiden Seiten in zwei Hälften auftretende und erst spät sich in der ventralen Mittellinie völlig schliessende Muskelblatt (Taf. VII, Fig. 4—6).

Durch die jetzt beendete Untersuchung der Wachsthumsvorgänge in der Rumpfzone sind eine Reihe wichtiger Vorgänge festgestellt worden, die sich aber alle mit den im frei auswachsenden Afterende beschriebenen in principiellen Einklang setzen lassen. Dort, wie hier, entstehen der centrale Theil des Bauchmarks durch ursprünglich ungegliederte Verdickung des Ectoderms, die beiden lateralen (Spinal-) Ganglien gleich von vornherein gegliedert und wahrscheinlich aus dem Mesoderm; die symmetrische Mesodermplatte des Keimstreifens entsteht zuerst auf der Bauchseite und zerfällt in Ursegmente vor ihrer weiteren Gliederung; die neurale Muskelplatte tritt in beiden Fällen nicht zuerst in der ventralen Mittellinie, sondern im Seitenfelde auf, und sie umwächst hier wie dort das Nervensystem von beiden Seiten her. Ein wesentlicher Unterschied aber wird durch die Wachsthumsweise der Musculatur bedingt, sowie durch die zweifellos eintretende Dehnung der alten Nervenstränge; beide werden durch die neue Ectodermknospe aus ihrer Lage gebracht, und unterliegen theilweise einer Resorption, sicherlich einer bedeutenden Dehnung. Dieser Unterschied ist aber kein principieller, da er ausschliesslich bedingt ist durch die Verschiedenartigkeit des Platzes, an welchem die neuen Keimstreifen oder Ursegmente auftreten; in allen wesentlichen Punkten der typischen Bildungsweise herrscht vollständige Uebereinstimmung zwischen einer neuen Rumpfzone und dem einfach auswachsenden Afterende einer Nais.

B. IV. Die weitere Entwickelung der Kopfzone.

Im ersten Anfang ist, wie wir gesehen haben (pag. 180—188), die junge Kopfzone genetisch nicht von der Rumpfzone unterschieden. Ihr Ectoderm ist gleichfalls symmetrisch verdickt; neural liegt eine doppelte Mesodermplatte über und neben dem Darm und umschliesst die alten Nerven und das Ende des vorderen Ganglions des zugehörigen Rumpftheils (Taf. VI, VII). Die Muskeln sind gleichfalls alle vorhanden und der Darm hat hier dieselben isolirten Zellennester, wie in der ebenso jungen Rumpfzone.

Sowie aber in dieser sich die mediale Verdickung als Anlage der Ectodermknospe zu zeigen beginnt, tritt auch eine ganz äusserliche Ringfurche auf, welche den Kopftheil der Zone vom Rumpftheil scharf absetzt (Taf. VI, Fig. 7, 8 z). Gleichzeitig erfolgen nun Veränderungen, die wesentlich darin bestehen, dass die beiden Mesodermplatten rascher um den Darm herumwachsen, als dies in der Rumpfzone geschieht, und zweitens in dem

vollständigen Mangel einer medianen Ectodermverdickung der Neuralseite. Es findet hier also nicht, wie in der Rumpfzone, eine Neubildung des centralen Nervensystemes direct aus dem Ectoderm her statt. Da dasselbe indessen an ausgewachsenen Thieren bis hart an den Mund heran zu verfolgen ist, so muss es auf andere Weise dahin gelangen. Die optischen Längsschnitte der im genauen Profil liegenden kleinen Exemplare von Nais barbata geben hierüber vollkommenen Aufschluss; zur Bestätigung dienten sagittale Durchschnitte einzelner Stadien.

Es tritt bei dieser Art die neue Knospungszone immer dicht vor dem alten Rumpftheil der vorhergehenden Zone, dicht zwischen dem stumpfen Vorderende der Ectodermknospe und dem letzten Borstenpaar des alten Zooids A auf (Taf. VIII, Fig. 11—14 z z_1 z_2). Es wird hier also nicht, wie bei N. proboscidea, ein altes Segment dem Mutterthier weg und in das neue aufgeammte Zooid herübergenommen. Abgesehen von diesem einen Unterschiede scheint sonst das Auftreten der neuen Knospungszone in beiden Arten ganz gleichartig zu geschehen. Zuerst zeigt sich nur an der neuralen Seite eine schwache Verdickung des Ectoderms; die damit verbundene Vermehrung und Veränderung der Epidermiszellen greift bald ringförmig um den Körper herum auf den Rücken über. Hat sie (Taf. VIII, Fig. 13 z_1) etwa die Länge der vier ersten Segmente der Rumpfzone A^1 erreicht, so tritt die äussere Ringfurche in ihrem hinteren Drittheil auf; dies letztere ist die neue, für A^1 bestimmte Kopfzone.

Ursprünglich greift das stumpfe Ende der Ectodermknospe des Rumpftheils von A^1 (Taf. VIII, Fig. 12, 13 n_1) nur schwach über das erste Rumpfsegment vor. In dem Masse aber, wie diese Kopfzone länger wird und ihre Mesodermplatten sich um den Darm herumzukrümmen beginnen, tritt auch dies Vorderende der Ectodermknospe von A^1, welche nun schon zu einem schwach gegliederten centralen Nervensystem geworden ist, in jene Kopfzone mehr und mehr vor; es hat längst das Vorderende der Kopfzone (Taf. VIII, Fig. 11 n.) erreicht, ehe noch die vordersten Abschnitte der Mesodermplatten den Darm — oder besser gesagt den Schlund des neuen Thieres — umspannt und sich auf dem Rücken zum Gehirnganglion vereinigt haben (Taf. VIII, Fig. 11 n. [1]) Gleichzeitig damit ist

---

[1]) Es schliesst sich nämlich Fig. 11 so an Fig. 14 an, dass die Kopfzone von B (in Fig. 11) das gleiche Stadium repräsentirt, wie es nun die von A_1 (in Fig. 14) erreicht haben würde. Ich habe geglaubt, aus Sparsamkeitsrücksichten die an Fig. 14 sich anschliessende Figur weglassen zu dürfen, da sie eine vollständige Wiederholung des in Fig. 11 gegebenen Bildes sein würde. Man braucht in dieser letzteren nur statt der Buchstaben B—A_1, und statt z nur z_1 zu setzen, um beide Bilder miteinander in Uebereinstimmung zu bringen.

auch die Gliederung des Mesoderms im Ursegmente erfolgt und zwar tritt zuerst, wie eine Vergleichung der Abbildungen zeigt, das vorderste Segment, dann das nächst hintere und so weiter auf. Hat sich (Taf. VIII, Fig. 12 n) durch dorsalen Schluss des Mesodermringes schon das Gehirn gebildet und seitlich das Auge angelegt, so ist doch noch das Borstenbüschel des vierten Kopfsegmentes sehr klein, obgleich es später ebenso gross wird, wie die aller übrigen Segmente. Bekanntlich fehlen diesen vier ersten Segmenten die Rückenborsten; nicht aber, weil sie etwa ausgefallen seien, sondern weil sie überhaupt nie gebildet werden.

Es entsteht also auch in der Kopfzone ein neuer Bauchkeimstreif; aber seine erste Bildungsweise, wie seine spätere Umbildung ist im höchsten Grade dem der Rumpfzone entgegengesetzt. Nur in einem wesentlichen Punkte stimmen beide überein: beide zerfallen vor der weiteren Umbildung nach dem Gesetze der Annelidensegmentirung in Ursegmente; in beiden ist das vorderste Glied das älteste, das hinterste das jüngste. Es muss somit bei der Verwachsung der Kopfzone z′ mit der Rumpfzone z zu dem neuen Zooid A′, das jüngste Kopfglied sich mit dem ältesten Rumpfgliede vereinigen. Dieser Vorgang erinnert genau an die Verhältnisse bei Wirbelthieren und Gliederfüsslern; doch muss ich die Durchführung dieses Vergleiches auf das Schlusscapitel verschieben.

Profilbilder geben indessen nur über diese ganz allgemeinen Verhältnisse Aufschluss; aber sie lassen völlig im Stich, wenn es gilt, die Entstehung des Schlundringes und des sogenannten Gehirns genau zu verfolgen. Man kann zwar aus den eben besprochenen Bildern schon folgern, dass das dorsale Schlundganglion nicht aus einer medianen Ectodermverdickung des Rückens entsteht, sondern dass es vom Bauche oder den Seiten her um den Schlund herumwächst; aber die durch Darminhalt hervorgerufene Undurchsichtigkeit und die Unmöglichkeit, doch ziemlich unbestimmte Flächenbilder in Profilbilder umzusetzen, zwingen auch hier wieder zu einer genauen Schilderung vollständiger Querschnittserien. Ich wähle aus gewissen Gründen hierzu Nais barbata; die geringfügigen bei N. proboscidea vorkommenden Abweichungen werde ich dabei gelegentlich mit einflechten.

Als wichtigstes Resultat der nun vorzunehmenden Untersuchung stellt sich der Nachweis heraus, dass das Vorderende des Bauchkeimstreifens mit zwei Schenkeln um den neuen Schlund herumgreift, auf seinem Wege mit den von den Seiten herkommenden Sinnesplatten verwächst und mit diesen zusammen auf dem Rücken des Schlundes das dorsale Schlundganglion bildet. Eine mediane Medullarplatte des Rückens tritt nie auf. Gleichzeitig damit tritt eine sehr merkwürdige Umbildung des Darmes ein, welche theils durch eine Vermehrung der alten Darmelemente, theils aber

auch durch eine Neubildung eingeleitet wird; so dass der neue Kopfdarm zum Theil als vollständig neu entstanden angesehen werden muss. (Bei Chaetogaster werden wir sehen, dass fast der ganze Kopfdarm eine vom Ectoderm her sich entwickelnde neue Anlage ist, und dass der alte Darm im Kopf fast vollständig zu Grunde geht.)

Die erste Anlage der Kopfzone entsteht durch Einwucherung des neuen Mesoderms von den beiden Seitenfeldern, und zwar, wie es scheint, von allen drei Muskelzwischenräumen her. Es tritt indessen die Einwucherung zwischen cardialem Muskel und dem dorsalen Seitenmuskel später auf, als in der Seitenlinie und in der Bauchborstenfurche. Durch diese Einwucherung entsteht ein Keimstreif, dessen einzelne Abtheilungen anfänglich kaum von einander zu unterscheiden sind; seine beiden weit den Darm umgreifenden Hälften stehen an der Neuralseite in so inniger Berührung mit den Zellen des Bauchmarks und denen der Chorda, dass es mir in der That völlig misslang, Grenzen zwischen den Zellgruppen nachzuweisen, welche etwa aus dem Seitenfelde her eingewuchert, oder vom Nervensystem oder den Chordazellen her gebildet sein mögen. Selbst die anfänglich ganz scharfen Grenzen zwischen dem Darm und gewissen Theilen der Mesodermplatten verschwinden bald an zwei bestimmten Stellen. (Taf. VIII, Fig. 4, 7).

Dieser vollständige Mangel aller scharfen Grenzen zwischen den wuchernden Zellgruppen lässt es daher auch überflüssig erscheinen, alle Umwandlungen des Kopfkeimstreifens genauer zu verfolgen; es sind manche Vorgänge um so eher bei Seite zu lassen, als sie im Ganzen nur das Bild der Gliederung des Rumpfkeimstreifens wiederspiegeln. So beginnt auch hier die Ausbildung der Ursegmente ganz vorn zuerst, das vierte (resp. fünfte) Kopfsegment, welches an das älteste Rumpfsegment anstösst, ist auch das jüngste. Diese Thatsache ist leicht zu constatiren, da die Bauchborstenbüschel in den Kopfsegmenten, denen die Rückenborsten völlig fehlen, hierzu ein untrügliches Mittel abgeben. Die Follikel der Bauchborsten entstehen, genau wie im Rumpf, durch Sonderung bestimmter Gruppen des Mesoderms (Taf. IX, Fig. 7, 8, 16), nicht durch spätere Einstülpung von der Epidermis her. Claparède hat in seiner Histologie des Regenwurms bereits darauf hingewiesen, dass die Follikel der Annelidenborsten überhaupt nicht durch isolirte Einsenkung, sondern aus inneren Theilen heraus gebildet werden. Segmentalorgane und gut ausgebildete Dissepimente entstehen in den vier (fünf) Kopfsegmenten nicht.

Die zwei genauer zu besprechenden Punkte sind die Entstehung des Kopfmarks und die Neubildung des Kopfdarms.

1) Die Bildung des Kopfmarks. Es lassen sich, ihrer Lagerung im ausgebildeten Thiere nach, zwei Abschnitte desselben unterscheiden:

das dorsale Schlundganglion und das eigentliche Kopfbauchmark. Jenes allein wird von manchen Zoologen dem Gehirn und Rückenmark der Wirbelthiere gleichgestellt; Leydig vergleicht es der vorderen Gehirnhälfte und dann nimmt er als zum Gehirn gehörig das vorderste Bauchganglion mit dazu, bei ihm ist das Gehirn der eigentliche Schlundring, die übrigen Theile des Bauchmarks werden dem Rückenmarke parallelisirt. Baer wieder — und manche Aeltere — sehen das obere Schlundganglion nur als vorderstes Ganglion der Bauchganglienkette an, vergleichen diese aber nur dem System der Spinalganglien [1]). Dies ist auch Serre's Ansicht.

Ich meinestheils muss den ganzen, im eigentlichen Kopf oder in der Kopfzone liegenden Abschnitt des Bauchmarks, also den Schlundring mit den ersten, den eigentlichen Kopfsegmenten entsprechenden Ganglienknoten dem Gehirn und verlängerten Mark, die Rumpfganglienkette allein dem Rückenmark und den Spinalganglien der Wirbelthiere vergleichen. Ich glaube durch die nun zu gebende Beschreibung der Entstehung jenes ersten Abschnittes in der Kopfzone den Beweis liefern zu können, dass dieser Vergleich der richtige ist.

Aus den in Tafel VIII und IX mitgetheilten Bildern von Durchschnitten junger Kopfzonen ist ersichtlich, dass anfänglich das Vorderende des Rumpfbauchmarks sich nicht in jene hinein verlängert. In etwas älteren Kopfzonen dagegen ist auch hier schon ein Kopfbauchmark (Taf. VIII, Fig. 11, 14) zu erkennen. In Bezug auf seine erste Entstehung war nur zweierlei festzustellen: einmal der vollständige Mangel einer ähnlichen unpaaren Ectodermverdickung, wie sie in der Rumpfzone auftritt und zweitens die Thatsache des Vorwärtswachsens des stumpfen Vorderendes des Rumpfbauchmarks. Man wird sich erinnern (Taf. VIII, Fig. 11—14), dass dieses Vorwärtswachsen ohne Weiteres an den optischen Längsschnitten einer allmälig wachsenden Kopfzone zu Tage tritt; ist diese so breit geworden, dass in ihr vorne schon das erste Bauchborstenbüschel gebildet ist, so stösst nun das stumpfe Ende des centralen Theils des Bauchmarks hart an das Hinterende der davorliegenden neuen Rumpfzone an (Taf. VII, Fig. 11). Auf diesem Wege aber tritt es gegen die Verbindungsbrücke zwischen der alten im Rumpftheil emporgehobenen neuralen Muskelplatte (Taf. VIII, Fig. 1—3 nm) und der hart an der Epidermis liegenden mit der Kopfzone fortwachsenden neuralen Muskelplatte des Kopfes (Taf. VIII, Fig. 5—7 nm). Ich habe schon angegeben, dass diese schräg herabsteigende Muskelbrücke sich in zwei seitliche und eine mittlere Parthie auflöst; jene beiden treten zwischen

[1]) In meinem Bericht über einen hier gehaltenen Vortrag (Plasik. med. Verh. N. F. Bd. IX 1876) habe ich einen unangenehmen lapsus calami bei der Correctur stehen lassen, indem ich bei der Discussion von Baer's Ansichten ihm die zuschrieb, er habe die Ganglienkette dem System der sympathischen Nerven gleichgestellt.

je einem seitlichen und den centralen Ganglion, diese mittlere zwischen den zwei symmetrischen Hälten des centralen Ganglions hindurch. Da nun aber die schräge dreigetheilte Muskelbrücke früher da ist, als das Kopfmark, so folgt aus den hier besprochenen optischen und wirklichen Längsschnitten, dass der centrale Theil des Bauchmarks sich beim Vorwachsen getheilt haben muss, um die mittlere Muskelbrücke umfassen zu können. Weiter nach vorn hin vereinigen sich beide Hälften wieder mit einander.

Das Vorwärtswachsen des Rumpfbauchmarks in die Kopfzone steht hiernach ausser allem Zweifel, wenigstens soweit es den centralen Theil desselben betrifft. Leider geben nun weder Profilbilder, noch Längs- oder Querschnitte darüber Aufschluss, wie sich die vordersten seitlichen Ganglien des Kopfmarks verhalten. Es liegt natürlich sehr nahe, anzunehmen, dass sie gleichsam nach vorn hin auswachsen; aber diese Annahme lässt sich — wenigstens bei den Naiden — ebensowenig beweisen, wie die andern noch vorhandenen Möglichkeiten. Es könnte nämlich zweitens, wie ich das für die Rumpfzone sehr wahrscheinlich gemacht zu haben glaube, aus jedem Ursegment des neuen Kopfkeimstreifens die mediale Parthie abgeschnürt und dem vorwärtswachsenden, centralen Theil des Bauchmarks angefügt werden; es wäre drittens auch die Möglichkeit denkbar, dass im Kopfe überhaupt gar keine, den Spinalganglien vergleichbare Zellgruppen aufträten; es wäre endlich viertens anzunehmen, dass hier die den Spinalganglien entsprechenden Abschnitte sich aus dem vorwachsenden centralen Theile abgliederten. Die dritte Möglichkeit muss unbedingt verworfen werden, da ein Durchschnitt durch die Ganglien des Kopfmarks dieselben drei typischen Abtheilungen, wie in jedem Rumpfganglion zeigt. Die erste Annahme setzt voraus, dass das vorderste Spinalganglion des Rumpfes nach vorne in den Kopf hinein ursprünglich ungegliedert auswachsen könne, um sich erst später zu theilen; ein solcher Vorgang stünde der typischen Bildungsweise eines Rumpfspinalganglions in von Anfang an segmentirter Form schroff gegenüber. Diese Möglichkeit muss daher als sehr unwahrscheinlich gleichfalls verworfen werden. Es bleiben somit nur die zweite und die vierte zur Discussion übrig; dieselben Möglichkeiten, die auch bei der Schilderung der Entstehung des Rumpfmarks zu discutiren waren. Wenn es mir aber dort schwer schien, einen sicheren Entscheid zu fällen, so ist dies hier geradezu unmöglich; denn die Aehnlichkeit der verschiedenen Zellen in der jungen Kopfzone (Taf. VIII, Fig. 1—7) ist so gross und sie sind so ganz ohne alle Grenzlinien aneinander gepackt, dass ich es aufgeben muss, hier auch nur eine hypothetische Meinung durch Deutung von Beobachtungen zu gestatten. Wahrscheinlich ist es indessen, dass die Entstehung der seitlichen Ganglien hier in der Kopfzone nicht in

typischer Weise von derjenigen im Rumpftheil abweichen werde. Sollte sich daher für das Rumpfmark die Ansicht bewahrheiten, welche ich oben als mindestens sehr wahrscheinlich glaubte aufstellen zu müssen, so wäre fast mit Sicherheit anzunehmen, dass auch die Spinalganglien des Kopfes in gleicher Weise, d. h. also aus den medialen Parthien der zwei Mesodermplatten entstünden.

Diese letzteren bilden sich, wie schon bemerkt wurde, in derselben Weise, wie die der Rumpfzone: durch Einwucherung von Ectodermzellen durch die Borstenfurchen oder das Seitenfeld. Nie aber betheiligt sich das Epithel des Darmes, oder das Ectoderm, an der Erzeugung des Mesoderms und es gehen, wie sich hier aufs Klarste zeigen lässt, nicht blos die Darmfaserplatten, Gefässe, Muskel etc. aus jenen beiden Mesodermplatten hervor, sondern selbst gewisse Neubildungen, die mit dem alten Darm verschmelzen, und so aus Anlagen des Mesoderms zu solchen des Entoderms werden.

Es muss also weiteren Untersuchungen überlassen bleiben, zu entscheiden, in welcher histogenetischen Weise der bauchständige Theil des Kopfmarks entsteht; nur das eine Resultat kann als sichergestellt angesehen werden, dass das vorderste centrale Rumpfganglion in die Kopfzone hineinwächst.

In dem Masse nun, wie die Kopfzone sich verlängert, greift auch der vorderste Abschnitt (Taf. VIII, Fig. 11, 12) des Kopfkeimstreifens in Form eines breiten Bandes um den beständig mit fortwachsenden Darm herum. Auf der entgegengesetzten Seite, also auf dem Rücken des sich bildenden Kopfes, fehlt jede Spur einer Medullarverdickung, die cardiale Muskelplatte geht in voller Breite ununterbrochen durch die Kopfzone hindurch und auf der Rückseite des Darms sieht man, selbst wenn die Mesodermplatten sich schon weit um denselben herumgekrümmt haben, keine Spur eines dorsalen Schlundganglions. Dies Resultat ist mit grösster Leichtigkeit an optischen Längsschnitten der kleineren Exemplare, oder an wirklichen Quer- und Längs-Schnitten festzustellen; in den getreu nach dem Object angefertigten Abbildungen solcher Querschnitte junger Kopfzonen (Taf. VIII, Fig. 1 — 7; Taf. IX, Fig. 18, 19) wird man vergebens nach einer Andeutung eines sogenannten Gehirns oder einer dorsalen Anlage eines solchen suchen. Sowie aber die beiden Mesodermbrücken den Darm umspannt haben, gliedert sich auch ein Theil desselben zu einem deutlich charakterisirten Nervenstrang und der ganglionären Zellbelegmasse jederseits ab; diese beiden Gehirnhälften verschmelzen etwas später in der Mittellinie (Taf. IX, Fig. 15, 16). Es ist damit der Beweis geliefert, dass hier der Schlundring und theilweise auch das obere Schlundganglion gebildet wird aus dem vom Bauche her den Darm umwachsenden Kopfkeimstreifen.

Leider aber liess sich trotz aller aufgewandten Mühe nicht entscheiden, ob und in welcher Weise das vom Rumpf her in den Kopf hineinwachsende Bauchmark und in wie weit auch die vielleicht durch Einsenkung vom Ectoderm her neuentstandenen Theile des Kopfkeimstreifens an der Bildung des Schlundringes theilnähmen.

Sichergestellt wurde dagegen ein anderes, höchst wichtiges Resultat: die Entstehung gesonderter Sinnesplatten aus dem Ectoderm und ihre Theilnahme am Aufbau des dorsalen Theiles des Schlundringes. Die früheren Angaben über die Bildung des Gehirns bei Arthropoden und Anneliden lassen sich dahin deuten, dass die sogenannten Scheitelplatten oder Kopfplatten — soweit sie zur Bildung des oberen Schlundganglions beitragen — den hier zu beschreibenden Sinnesplatten gleichzustellen sein möchten.

Das hintere Ende einer jungen, noch nicht die Anlage der Bauchborsten zeigenden Kopfzone von N. barbata (Taf. VIII, Fig. 2) lässt in allen drei Zwischenräumen des Seitenfeldes die Einwucherung der Ectodermzellen behufs Bildung eines neuen Kopfkeimstreifens erkennen. Im nächsten Schnitt dagegen (Taf. VIII, Fig. 3 sp) hat sich zwischen cardialem Seitenmuskel und dem cardialen Muskel eine ziemlich scharf begrenzte Zellgruppe eingeschoben, die — rechts im Bilde weniger deutlich — an den Darm herantritt und sich gleichzeitig über diesen weg cardialwärts zu wenden scheint. Im darauffolgenden Schnitt (Taf. VIII, Fig. 4) ist sie nun rechts deutlicher, als links, und mit ihm hört sie auf. Diese nur in 2 — etwa je $^1/_{40}$ mm. dünnen — Schnitten sichtbare, nach innen zu angeschwollene Zellgruppe ist die Sinnesplatte, welche sich allmälig um den Darm herumzukrümmen beginnt und gleichzeitig mit dem von der Neuralseite her kommenden Bogen des Schlundringes sich vereinigt. Man könnte geneigt sein, in der hier beschriebenen Zellmasse nur die Anlage von dorsalen Borstenbüscheln zu sehen, da sie ja in der dorsalen Borstenfurche — dem Zwischenraum zwischen cardialem Muskel und Seitenmuskel — einwuchert; aber einmal fehlen solche Rückenborsten ausnahmslos bei den beiden von mir untersuchten Arten in den Kopfsegmenten, dann auch wird jene Annahme widerlegt durch die Beobachtung der weiteren Entwickelung jener Sinnesplatten. Erwähnt muss noch werden, dass schon bei ihrer ersten Anlage der cardiale Seitenmuskel durch sie ein wenig nach innen hineingedrückt wird. (Taf. VIII, Fig. 3 lm.)

Bei einer etwas weiter entwickelten Kopfzone (Taf. VIII, Fig. 5—7) derselben Art hatten die Sinnesplatten schon eine ziemlich bedeutende Länge erreicht und zugleich den cardialen Seitenmuskel, der an ihrem Vorderende fast verschwindet (Taf. VIII, Fig. 7 l. m.), tief in den Körper hineingedrückt. Gegen das Ectoderm zu lassen sie sich deutlich bis zur

Seitenlinie (Taf. VIII, Fig. 7 s. l.) verfolgen; ihre stumpfen, scharf begrenzten Leibeshöhlenenden sind entschieden cardialwärts gerichtet, aber doch noch immer sehr weit von einander entfernt. Gleichzeitig lässt sich auch schon links in der Zeichnung ein nur schwach vom Mesoderm abgesetzter Zellstrang, hart der Darmwandung anliegend (Taf. VIII, Fig. 7 com.), erkennen; Durchschnittserien älterer Kopfzonen zeigen, dass dies die sich bildende Commissur des Schlundringes ist. Wie dieselbe entsteht, lässt sich, wie schon erwähnt, hier nicht entscheiden. Da sie aber sicherlich das Bauchganglion mit dem sich bildenden Rückenganglion verbindet, und sich gleichzeitig mit den Sinnesplatten an der Ausbildung dieses letzteren betheiligt, so ist der ganze hier beschriebene Vorgang als ein Umwachsen des Schlundes vom Bauch und dem Seitenfelde her zu bezeichnen. Nie wird irgendwo in der Kopfzone die cardiale Muskulatur unterbrochen, und es ist ausnahmslos die Epidermis in der Mittellinie des Rückens am dünnsten, wo sie sich doch unbedingt zuerst verdicken müsste, wenn hier ein für sich bestehendes dorsales Schlundganglion aus dorsal liegenden Medullarplatten entstehen sollte.

In den auf Taf. IX, Fig. 15, 16 mitgetheilten Durchschnitten endlich ist der cardiale Schluss des Schlundringes fast vollendet. Diese beiden Abbildungen sind allerdings nach Präparaten von N. proboscidea gemacht, welche sich indess auch — mutatis mutandis — auf N. barbata anwenden lassen; um Platz zu sparen, habe ich es unterlassen, auch von dieser Art noch Abbildungen aus dem betreffenden späteren Stadium zu geben. Ein Unterschied zwischen beiden Arten ist hier kurz zu erwähnen. Während bei N. barbata (Taf. VIII, Fig. 7) die cardialen Lateralmuskel durch die ungemein deutlich erkennbare Sinnesplatte nach innen geschoben werden, und dort im Kopfe wenigstens anfänglich die beiden Seitenmuskel immer deutlich gesondert sind, scheint bei N. proboscidea der cardiale Seitenmuskel in der Kopfzone sehr früh zu verschwinden. Dadurch träte dann eine Vereinigung der Seitenlinie und der cardialen Borstenfurche ein, und aus dieser Furche heraus tritt die Einsenkung der Sinnesplatte nach innen vor. Auch scheint es fast, als träte sie bei N. proboscidea erheblich viel später auf, als bei N. barbata; nie auch ist ihre Einsenkungsstelle so deutlich wahrnehmbar, wie bei jener Art. Weiter unten werden wir sehen, dass bei Chaetogaster grade umgekehrt die Einwucherung der Sinnesplatte fast ebenso früh eintritt, wie die des neuen Keimstreifens. Bei allen drei untersuchten Arten aber ist es ausnahmslos die cardiale Hälfte des Seitenfeldes, aus welchem die Einsenkung der Sinnesplatte erfolgt.

Es ist auch noch zu erwähnen, dass die Entstehung des Schlundringes in jener Kopfzone von N. proboscidea, welche sich — bei Eintritt der

sogenannten Theilung — zwischen dem letzten und dem vorletzten alten Gliede des vorderen Thieres anlegt, ganz übereinstimmt mit derjenigen, wie sie bei einfacher Knospung oder überhaupt bei N. barbata vorkommt. Wesentlich verschieden müssen dagegen dann die Verhältnisse bei der Ausbildung des Kopftheils des Bauchmarks sein.

Bei der sogenannten Theilung wird bekanntlich ein altes Glied eines Vorderthiers A (Taf. IX, Fig. 10 A ^{x}) durch eine neue Zone (z_1) von diesem abgeschnürt. Da nun die hintere Hälfte der Zone den Kopftheil für das hintere Thier (A_1) bilden soll, so muss jenes alte Glied zum ersten Rumpfglied des Thieres A_1, sein Ganglion zum ersten Rumpfganglion werden. Vorn verlängert sich dieses einfach in der vorhin beschriebenen Weise in die neue Kopfzone hinein; hinten aber geht sein Faserstrang über in den durch die Ectodermknospe emporgehobenen alten Nervenstrang, während ein neuer Nervenstrang in der Ectodermknospe entsteht. Wo diese bei x endigt, muss offenbar eine Verwachsung zwischen den neuen Nervensträngen und dem alten des Ganglions eintreten. So interessant es nun auch gewesen sein würde, die Verhältnisse dieser eigenthümlichen Verwachsung alter und junger Nerven und Ganglien zu verfolgen, so musste ich diesen Punkt doch ausser Acht lassen, da er im Grunde nicht mit dem hier behandelten Thema zusammenhängt und die Fülle der so schon aufgefundenen neuen Thatsachen eine Abschweifung auf ein anderes, noch so wichtiges Gebiet gänzlich unstatthaft erscheinen liess.

Schliesslich habe ich noch die Bezeichnung Sinnesplatte zu rechtfertigen. Thatsächlich bildet sich nämlich an derselben Stelle, wo die Einsenkung jener Sinnesplatte erfolgt, bei den sehenden Naiden das Auge, welches bekanntlich [1]) nur aus zu Augen metamorphosirten Epidermiszellen besteht, (s. Taf. IX, Fig. 6 o). Ein Theil der Sinnesplatte wird sicherlich integrirender Bestandtheil des dorsalen Schlundganglions; ein anderer aber, die Brücke zwischen der Einsenkungsstelle — wo das Auge entstehen soll — und dem Ganglion, wird direct zum Sehnerven, welcher sich bei ausgebildeten Köpfen dem Schlundring selbst, nicht aber dem ganglionären Theil des oberen Schlundganglions anfügt. Von grösstem Interesse scheint mir nun zu sein, dass auch bei dem blinden Chaetogaster doch eine Sinnesplatte auftritt (s. unten). Dadurch wird diese symmetrische Ectodermeinsenkung am Kopfe zu einem morphologisch viel bedeutungsvolleren Gliede, als sie sein würde, wenn sie ausschliesslich zur Production der Augen und Augennerven oder der von ihnen direct abhängigen Theile im dorsalen Ganglion diente; wir können daraus folgern, dass überhaupt die Bildung des vordersten

[1]) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers, Atlas.

Abschnitts des Annelidengehirns sich dadurch auszeichnet, dass eine auf den Rücken gerathende Fortsetzung des Bauchmarks sich mit zwei neuen, im Seitenfeld sich bildenden Anlagen vereinigen muss, um das Kopfmark erst zu dem zu machen, was es ist: zum Gehirn. Dadurch ist natürlich das vorderste Ende des Bauchmarks von den übrigen Ganglien desselben recht sehr ausgezeichnet, aber doch, wie mir scheint, in keinen typischen Gegensatz gebracht. Denn es lässt sich annehmen, dass bei den oben aufgezählten Anneliden, welche Augen an den Rumpfgliedern oder am Schwanzende tragen (Polyophthalmus, verschiedene Sabelliden, Eunice etc.), die Entstehung dieser Sinnesorgane gleichfalls an solche Sinnesplatten gebunden sein wird; und es wäre somit das ausschliessliche Vorkommen einer solchen im ersten oder einem der ersten Kopfsegmente nur eine Reduction eines früheren, gleichartigen Verhaltens. Ja, es liesse sich sogar hier die Frage aufwerfen, ob nicht die von Quatrefages bei Nereis regia beschriebenen, mehr oder minder deutlichen Nervenringe in den Segmenten des Rumpfes auf einer stärkeren und eigenthümlichen Ausbildung solcher, in den einzelnen Rumpfsegmenten sich wiederholenden Sinnesplatten beruhten. Natürlich können nur Beobachtungen hierüber entscheiden; aber ich glaubte den Grund angeben zu müssen, der mich — allerdings zunächst hypothetischer Weise — jeglichen typischen Gegensatz zwischen dem dorsalen Schlundganglion und denen des Bauchmarks läugnen lässt.

Aber selbst dann, wenn dieser hypothetisch angenommene Grund hinfällig werden sollte, könnte ich doch niemals zugeben, dass durch die Einsenkung der beiden Sinnesplatten im Kopf ein solcher typischer Gegensatz bezeichnet sei, wie er von meinen dogmatischen Gegnern als vorhanden angenommen wird, denn von einem Vergleich derselben mit den ganzen Medullarplatten der Wirbelthiere kann unter keinen Umständen die Rede sein. Dieser Punkt wird indessen erst im dritten Abschnitt ausführlich discutirt werden können.

Mit den hier mitgetheilten Beobachtungen über die Entstehung des Schlundringes bei Nais lassen sich die Angaben von Leuckart gut in Einklang bringen. Die zwei Halbbögen, welche nach ihm gesondert vom Keimstreifen entstehen, sind offenbar den Sinnesplatten zu vergleichen; ihre Verbindung mit den sich theilenden Schenkeln des Bauchmarks und ihr späterer Schluss auf der dorsalen Seite des Schlundes lassen hierüber kaum einen Zweifel. Mit Rathke's Angaben dagegen sind sie schwer zu versöhnen. Es fragt sich indessen, ob dieselben ganz erschöpfend und getreu sind. Die Bildungsweise des Kopfes der Hirudineen ist nämlich, wie ich nach eigenen Untersuchungen versichern kann, viel complicirter, als dies nach Rathke's und Leuckart's Schilderungen scheinen könnte, sodass ohne

Durchschnitte — woraus ich ihnen indessen keineswegs einen Vorwurf machen will — in keiner Weise ein klarer Einblick in die Verhältnisse zu gewinnen ist. Meine eigene Untersuchung an Hirudineen ist noch nicht weit genug gediehen, um hierüber endgültigen Aufschluss geben zu können; doch glaube ich soviel sagen zu können, dass entgegen der Rathke'schen Angabe bei Clepsine, wie bei Nephelis der Schlundring und das dorsale Schlundganglion grade so wie bei Hirudo, durch Verwachsen zweier Sinnesplatten auf der dorsalen Mittellinie und mit dem Bauchmark entsteht.

Zum Schluss muss ich hier noch einmal kurz auf die schon mehrfach, aber immer nur beiläufig besprochene Seitenlinie hinweisen. Mit diesem Namen bezeichnete ich einen dem Seitenfelde angehörenden und zwischen den zwei lateralen Muskeln liegenden Zellstrang, von welchem aus in der Kopfzone die Einwucherung der Sinnesplatte erfolgt. Diese letztere kann man daher als eine directe Verlängerung der Seitenlinie betrachten. Diese bleibt nun bei allen bisher von mir untersuchten Naiden in der ganzen Körperlänge bestehen; und es ist an Essigsäurepräparaten (Taf. XI, Fig. 3 sl) sogar ziemlich leicht, sich zu überzeugen, dass die vom After an beginnende Seitenlinie einer geschlechtsreifen Nais vorn am Kopf in den Schlundring übergeht. Würden die Zellen dieser Seitenlinie sich, wie die des Schlundringes, in einen Nerven zum Theil umwandeln, so würden wir hier bei den Naiden gradezu von einem Seitennerven sprechen können, welcher, zwischen dorsaler und ventraler — oder besser zwischen cardialer und neuraler — Musculatur liegend, gradezu dem Seitennerven der Fischseitenlinie zu vergleichen sein würde. Die gleiche zellige Seitenlinie kommt auch noch bei anderen Anneliden vor (s. unten § 12).

2) Die Bildung des Kopfdarms. Auf das erste Stadium der indifferenten Knospungszone, in welcher der neue Keimstreif durchaus gleichartig gebaut ist (Taf. VII, Fig. 7), folgt sehr bald das zweite, in welchem sowohl durch die Einwucherung der Sinnesplatten, wie durch Neuanlage gewisser Darmtheile die Kopfzone von der Rumpfzone leicht unterscheidbar wird. Ehe ich indessen die Entstehung des neuen Kopfdarms schildere, muss ich an einer Durchschnittserie den Bau des ausgebildeten Kopfdarms erläutern, wie er in jedem vordern freien Kopfende der geschlechtlichen, wie ungeschlechtlichen Zooide zu sehen ist.

In dem Abschnitt, welchen ich als Kopf bezeichne, und der vom Rumpfe — wenigstens bei N. proboscidea und barbata — durch den Mangel der Rückenborsten ausgezeichnet ist, findet sich ein eigenthümlicher Schlundkopf, welcher oft von den Thieren zum Munde hervorgestülpt und dann als Saugstempel beim Kriechen benutzt wird. Dieser Schlundkopf kommt mit mehr oder minder grossen Abweichungen bei allen mir bekannten Oli-

gochaeten vor — mit Ausnahme von Chaetogaster. In den Abbildungen Fig. 1—6 auf Taf. IX habe ich verschiedene Durchschnittsbilder gezeichnet. Das erste entspricht dem hintersten Ende dieses Schlundkopfs; das Lumen des Darms ist durch einen neuralen Wulst (Taf. IX, Fig. 1, w.) in zwei symmetrische Hälften getheilt; ringsum ist der Darm umgeben von einem dicken Drüsenzellenbelag (Taf. IX, Fig. 1 gl.). Etwa sechs Schnitte weiter nach vorn (Taf. I, Fig. 2) hat sich der letztere schon auf der neuralen Mittellinie des Darms von diesem zurückgezogen; überhaupt ist er auf der neuralen Hälfte des Darms viel dünner, auf der cardialen viel dicker geworden, und hier haben sich noch radiäre Muskelzellen zwischen die Drüsenzellen eingeschoben. Der Darm selbst ist durch eine Doppelfurche in zwei Abschnitte getheilt, deren einer unpaar, der andere paarig ist; die neurale Hälfte wird nemlich durch den stark vorspringenden Neuralwulst (Taf. IX, Fig. 2 w.) in zwei Abtheilungen gespalten. In der äusseren Einbiegung liegt links und rechts ein deutlicher Nerv (Taf. IX, Fig. 2 v.), dessen hinteren Anfang (oder Ende) ich hier bei Nais bis jetzt nicht auffinden konnte, der aber in allen folgenden Schnitten bis zum oberen Schlundganglion hin zu verfolgen ist. Es ist dies der Nerv, welchen Leydig dem vagus der Wirbelthiere, andere dagegen ihrem sympathicus verglichen haben. Der cardiale Abschnitt des Darmes trägt ein wimperndes, geschichtetes Epithel. Bis zum 18. Schnitt hin (Taf. IX, Fig. 3, 4) ist der Drüsenbelag auf der Cardialseite des Darmes zu verfolgen; dann hört er auf; gleichzeitig flacht sich die cardiale Darmhöhlung immer mehr ab, indem die beiden seitlichen Gruben, in welchen der vagus liegt (Taf. IX, Fig. 3, 4 v.) immer tiefer werden, also durch Vortreiben der Darmwandung zwei in den Darm vorspringende Längsfalten bilden. Wenn die Drüsenzellen des Schlundkopfes aufhören (Taf. IX, Fig. 5), hört auch der wimpernde, cardiale Abschnitt desselben auf, statt seiner sieht man eine breite mediane Furche, welche von den eben erwähnten Längswülsten begränzt wird. Dadurch hat das Lumen des Kopfdarmes eine T-Gestalt angenommen; an den beiden ausspringenden Ecken liegen die beiden vagi (Taf. IX, Fig. 5 v). Noch vier Schnitte weiter nach vorn (Taf. IX, Fig. 6) öffnet sich der Schlund auf der Neuralseite; die Theilung des Bauchmarks in den Schlundring ist schon in dem vorher abgebildeten Schnitt eingetreten (Taf. IX, Fig. 5 com), die Vereinigung des vagus mit einem der dorsalen Schlundganglien oder mit dem Schlundring erfolgt dicht hinter dem Munde.

Der drüsig-muskulöse Schlundkopf besteht also aus zwei Hälften, einer neuralen, meist ziemlich dünnwandigen und einer dicken cardialen, welche innen Wimperepithel, aussen die Hauptmasse der Drüsen und Muskel trägt und bei der Ausstülpung aus dem Munde zu einem breiten Polster oder Stempel

wird. Die jetzt zu schildernde Entwickelungsweise des Kopfdarms wird uns zeigen, dass dieser letztere Wimperabschnitt des Schlundkopfs in höchst auffallender Weise bei der Knospung gebildet wird.

Es war schon früher erwähnt (pag. 187), dass in der jungen Knospungszone eigenthümliche Zellnester auftreten, welche bald das ursprünglich einschichtige Epithel des betreffenden Darmstücks in ein geschichtetes verwandeln und durch die starke Vermehrung ihrer Zellen die nothwendige Verlängerung desselben ermöglichen. Dagegen wird die Continuität in der Schicht der bekannten Leberzellen unterbrochen; schon in der ganz jungen Knospungszone (Taf. VI, Fig. 1—4) war sie in Fetzen aufgelöst, später ist — wie schon Tauber und Andere richtig hervorgehoben haben — keine Spur derselben in der Zone zu erblicken. Der Keimstreif selbst lässt in dieser jüngsten Periode keine weitere Gliederung erkennen.

In einer etwas älteren Zone dagegen (Taf. IX, Fig. 10, 17—19) hat sich der Keimstreif im Kopftheil sehr von dem im Rumpftheil abgegliedert. Während er hier nemlich den dicken, auf dem Querschnitt fast runden Darm berührt, aber ohne ihn irgendwie zu beeinflussen, tritt in der Kopfzone (Taf. IX, Fig. 18 kg.) ein dicker Zellwulst von links und rechts her an den Darm heran, treibt diesen gleichfalls wulstartig vor und scheint an diesen beiden Stellen so mit den Darmzellen zu verschmelzen, dass hier unter keinen Umständen eine so scharfe Grenze zwischen beiden Theilen zu erkennen ist, wie solche ausnahmslos in der Rumpfzone den Darm vom Keimstreif scheidet. In Fig. 17 habe ich den 21. Schnitt der ganzen Serie abgebildet, welcher grade die Grenze zwischen dem alten Gliede und der neuen Kopfzone getroffen hat; der darauffolgende Schnitt (Fig. 18) ist ganz durch die Kopfzone gegangen; der nächste (Fig. 19) zum Theil schon durch die Rumpfzone, er zeigt noch die beiden in das Lumen des Darmes vorspringenden Wülste, aber äusserlich hat sich dieser schon scharf vom Keimstreifen gesondert. Der nächste, nicht abgebildete, ganz der Rumpfzone angehörende Schnitt zeigte die bekannten Verhältnisse des Rumpfkeimstreifens; dann folgt das letzte ausgebildete Segment vom Zooid A. Im Ganzen war hiernach die Zone nur etwa $^1/_{10}$. mm. lang, da ich die Schnitte etwas dick, nemlich $^1/_{30}$. mm. gemacht hatte.

Die beiden dicken Zellwülste des Keimstreifens nun schliessen sich, obgleich sie eigentlich dem Mesoderm anzugehören scheinen, dennoch dem sich neubildenden Kopfdarm an, wandeln sich also allmälig in das Entoderm um. Zuerst sind sie, entsprechend der Kürze der Kopfzone ungemein kurz. Mit der Verlängerung dieser letzteren aber strecken sie sich auch, und zwar so, dass sie hinten zuerst, also an der Grenze von Kopf und Rumpf desselben Zooids ihren Zusammenhang mit dem Mesoderm aufgeben, vorn da-

gegen ihn noch länger beibehalten. Eine Querschnittsreihe durch solche Zonen gemacht, giebt daher von hinten nach vorn zu die in Taf. VIII, Fig. 1—4 möglichst getreu nach den Objecten gezeichneten Bilder. Im hintersten Schnitt liegen die beiden Zellwülste, die ich — einstweilen ohne Rechtfertigung — als Kiemengangwülste bezeichnen will (Taf. VIII, Fig. 1, 2 kg.), an den beiden neuralen Seiten des im Querschnitt des Lumens fast dreieckigen Darmes (von N. barbata). Die Grenze gegen das sich schon in seine einzelnen Theile gliedernde Mesoderm ist sehr scharf; auch gegen die eigentlichen Darmepithelzellen sind sie an der Neuralseite ziemlich deutlich abgesetzt, cardialwärts dagegen gehen sie ohne Weiteres in die äussere Schicht des nun durch Wucherung seiner Zellen stark verdickten Darmepithels über. Hiernach scheinen sie hinten schon den Darm zu umspannen; doch muss es unentschieden bleiben, ob sie dies wirklich thun oder nicht. In Fig. 3 liegen sie ganz entschieden nur auf der Neuralseite; in dem abgebildeten Präparate hatte sich, wie das überhaupt sehr leicht geschieht, links der Kiemengangwulst von dem Darmepithel abgelöst, wohl weil hier die Vereinigung mit diesem noch keine so innige geworden war. Die Grenze zwischen ihm und dem Mesoderm war auch hier noch deutlich; im nächsten Schnitt aber (Taf. VIII, Fig 4 kg.) verwischt sie sie sich fast völlig, sodass hier der ursprüngliche Zusammenhang mit dem Keimstreifen noch nicht aufgehoben war. Die Länge dieser in vier Schnitte zerlegten Kopfzone betrug etwa $^1/_8$ mm., also schon mehr, als die ganze Zone, deren Kopftheil weiter oben beschrieben wurde.

Etwas weniger weit war offenbar der Kopfdarm eines andern Individuums ausgebildet (Taf. VIII, Fig. 5—7), obgleich die Sinnesplatten sich ein wenig weiter entwickelt hatten. Kleine individuelle Verschiedenheiten in der Zeitfolge der einzelnen Stadien scheinen überhaupt nicht selten zu sein. Hat sich aber der Schlundring geschlossen, oder ist er nahe daran (Taf. IX, Fig. 15, 16 von N. proboscidea), so haben sich auch die beiden Kiemengangwülste gänzlich vom Keimstreifen abgelöst, mehr an die Seite des Darmes, vielleicht zum Theil sogar auf die Cardialseite desselben herumgezogen und zugleich so mit den Darmepithelzellen vereinigt, dass eine Grenze zwischen ihnen nirgends mehr deutlich ist. Nur die innerste Lage des Darmepithels setzt sich bald mehr, bald minder scharf von der aus den früheren Zellnestern entstandenen äusseren Schicht ab. Es macht dabei häufig den Eindruck, als sei eben diese innere, meist aus platten Zellen bestehende Lage das alte Darmepithel; obgleich im Grunde genommen doch von einem solchen nicht gesprochen werden kann, da innerhalb der Zone gar keine alten Zellen in continuo liegen bleiben, und die Continuität der einer Kette zugehörigen Darmabschnitte nur durch eine Neubildung und

Vermehrung der zelligen Elemente innerhalb der Zonen aufrecht erhalten werden kann.

Haben nun die beiden Kiemengangwülste (Taf. IX, Fig. 11—14 von N. proboscidea) sich so weit um den Darm auf dessen cardiale Seite herumgezogen, dass sie sich vollständig in der Mittellinie berühren, so treten in der muthmasslichen Grenze zwischen ihnen und dem eigentlichen Darmepithel zwei ursprünglich ganz getrennte Höhlen auf, welche aber noch vom Lumen des Darmes durch das Darmepithel geschieden sind (Taf. IX, Fig. 12, 13, 14 kgh). In den vier abgebildeten aufeinanderfolgenden Schnitten einer etwa 0,8 mm. langen Kopfzone ist Fig. 11 dicht hinter dem Mund geführt; er zeigt nur eine ganz schwache Andeutung des Kiemengangwulstes an der rechten Seite. Im nächsten Schnitt (Fig. 12) sind beide vorhanden, beide zeigen auch schon die erwähnte Höhlung. Im darauffolgenden (Fig. 13 kgh) sind diese beiden Höhlen grösser, im nächsten (Fig. 14) verschwindet die eine, gleich darauf die andere, obgleich die beiden Kiemengangwülste noch etwas weiter nach hinten als ganz solide Zellmassen gehen.

In einer abermals älteren Kopfzone (Taf. IX, Fig. 7—9) haben sich beide Kiemengangwülste überall auf dem Rücken des Darmes vereinigt; ihre Höhlen sind grösser geworden und haben sich (Taf. IX, Fig. 9 kgh) vorn dicht hinter dem Munde bereits mit einander in Verbindung gesetzt, während sie nach hinten zu (Taf. IX, Fig. 7, 8) noch gänzlich getrennt nebeneinander herziehen. Diese zuerst vorne auftretende Vereinigung der beiden, ursprünglich getrennten Höhlen der Kiemengangwülste greift aber bald nach hinten über, sodass schliesslich ein einfacher Hohlraum über dem eigentlichen Darmlumen liegt, welcher durch Vereinigung der zwei Kiemenganghöhlen entstanden ist und von der Darmhöhle durch das dorsale Darmepithel vollständig abgeschieden ist. Während diese Verschmelzung der beiden Kiemenganghöhlen vor sich geht, wird der eigentliche Darm stark neuralwärts gedrängt, sein Lumen erhält eine deutlich dreieckige Gestalt (Taf. IX, Fig. 7—9) und äusserlich wird er durch eine Einbuchtung von der, durch die Verschmelzung der beiden Kiemengangwülste entstandenen dorsalen (oder cardialen) Abtheilung geschieden. In dieser Einbuchtung verläuft später der vagus; ihr gegenüber steht die Scheidewand (Taf. IX, Fig. 8, 9), welche einstweilen noch die Höhlung der verschmolzenen Kiemengänge von der des Darmes trennt. In jener entsteht nun ein Wimperepithel; die äusseren Schichten der beiden Kiemengangwülste entwickeln theils radiäre Muskelfasern, theils Drüsenzellen; endlich reisst die Scheidewand zwischen beiden Höhlen der Länge nach ein (Taf. VIII, Fig. 10 von N. barbata) und der Schlundkopf ist fertig. Die verschmolzenen Kiemenganghöhlen sind zum wimpernden, cardialen Abschnitt desselben geworden,

das durch einfache Verlängerung entstandene Darmlumen zum neuralen Theil. In Taf. VIII, Fig. 10 habe ich einen Schnitt abgebildet, welcher einer Serie entnommen ist, bei der vorne die Vereinigung beider Hälften bereits eingetreten war, hinten aber noch nicht.

Es entsteht somit der Kopfdarm der Naiden durch die Vereinigung zweier ursprünglich getrennter Anlagen. Der Darmtheil desselben bildet sich durch Streckung des Zonendarmstücks, welches als Verbindungsstück zwischen den Därmen der Nachbarzooide sitzt; der obere Abschnitt, den ich den Kiementheil des Kopfdarms nennen will, entsteht durch Vereinigung zweier Höhlen, die in den von mir sogenannten Kiemengangwülsten auftreten.

Diese letzteren gehen zweifellos aus dem Keimstreifen hervor. Man würde — wenn man nur diese Verhältnisse bei Nais kennte — hier wohl sicherlich den Ausspruch gerechfertigt finden, dass entschiedene Entodermtheile — das wimpernde Epithel des Kiementheils des Kopfdarms — aus dem Mesoderm entstanden wären. Dies Resultat würde mit den bisherigen Anschauungen über die Abstammung des Entoderms in schroffem Widerspruch stehen. Durch die gleich zu schildernden Vorgänge bei der Entwickelung des Kopfdarmes von Chaetogaster glaube ich indessen eine andre und mehr befriedigende Lösung dieses Räthsels erhalten zu haben. Die später folgende Erörterung darüber wird zugleich auch die Rechtfertigung für die ungewohnte Bezeichnung des dorsalen Abschnittes des Schlundkopfs als Kiementheils des Kopfdarms liefern.

Zu diesen beiden Abschnitten aber, von denen der eine aus einer paarigen Einsenkung vom Ectoderm her, der andere durch das Wachsthum und die Umwandlung des vorher bestandenen Darmes, also des Entoderms entsteht, kommt noch ein dritter Theil: die unpaare Mundeinsenkung. Es entsteht dieselbe nemlich in dem Masse, wie das hintere Thier sich von dem vorderen abzulösen beginnt; zuerst erfolgt genau in der Mitte die Lösung der Epidermis in der Trennungsfurche zwischen Kopf- und Rumpfzone; hier senkt sich die Epidermis des hinteren Thieres gegen den Schlund zu, des vorderen zum Enddarm zu ein, gleichzeitig trennt sich erst die neurale Musculatur, dann auch der Nerv, während die äussere Furche immer weiter nach oben hin übergreift. Schliesslich hängt (Taf. XI, Fig. 6) der neue Kopf von B. nur noch mittels des alten Darmes und Rückengefässes mit dem Vorderthier zusammen, der Kopf hat sich vorn in Stirn und Oberlippe ausgezogen und die ventrale unpaare Einsenkung (Taf. XI, Fig. 6 m) hat sich bereits mit dem Kopfdarm als definitiver Mund in Verbindung gesetzt. Reisst dann das Thier ab, so findet sich, aber offenbar nur kurze Zeit, über dem neuen Mund ein ganz kleines, abgerissenes Stück des alten Darmes, das zur

Wunde gleichzeitig mit dem Gefäss heraushängt. Vernarbt die Stirn, so hat sich auch dies vordere kurze Darmende gänzlich geschlossen; beim ausgebildeten Kopf geht die dorsale Wand der Mundhöhle ohne Weiteres glatt in den Schlund über, sodass jegliche Spur der durch den alten Darm früher vermittelten Verbindung mit einem andern Zooid verschwunden ist.

§. 9. Die Vorgänge bei der Knospung von Chaetogaster diaphanus.

Es weichen dieselben in vielen Punkten so erheblich von denen der Naiden ab, dass es schwer gewesen wäre, sie in dem vorhergehenden Capitel zu berücksichtigen. Auch bot mir das ungünstige Object solche Schwierigkeiten der Behandlung, dass es mir bis jetzt nicht gelang, über einige wesentliche Dinge vollständigen Aufschluss zu erhalten. So war es mir vor Allem unmöglich, die Entstehungsweise des Nervensystems in der Rumpfzone genau zu verfolgen; theils ist die Kleinheit der Thiere und ihrer Elemente, theils auch die Körpergestalt und ihre Krümmung daran schuld; man kann Dutzende von Knospungszonen schneiden, ohne jemals eine vollständige Serie genau senkrechter Schnitte zu erhalten. Ausserdem geht die vollständige Umbildung der Anlagen der Keimstreifen in die Theile der ausgebildeten Segmente so ungemein rasch vor sich, dass man hier genöthigt ist, alle Schnittserien, deren Schnitte dicker als $^1/_{40}$ mm. sind, ohne Weiteres wegzuwerfen; erst solche von $^1/_{70}$—$^1/_{80}$ mm. sind hinreichend dünn, um sicheren Aufschluss zu gewähren.

Die oben beschriebene Behandlung mit reiner Chromsäure oder chromsaurem Kali führte hier bei Chaetogaster nicht zum Ziele; die Thiere krümmten sich stark und zerfielen in ihre einzelnen Abschnitte. Gute Dienste leistete mir Chromsäure mit Zusatz von etwa $^1/_5$—$^1/_4$ starker Essigsäure; zuerst krümmen sie sich stark, dann aber dehnen sie sich aus und sterben häufig ganz gerade gestreckt, ohne dass die einzelnen in Bildung begriffenen Zooide sich von einander trennten. Tritt nach der Streckung vor dem Tode eine abermalige Krümmung ein, so war der Essigsäurezusatz nicht stark genug. In dieser Mischung blieben die Thiere nur gerade so lang, als hinreichte, um sie abzutödten; dann that ich sie auf 5 — 10 Minuten in schwachen Spiritus und dann zur Erhärtung in absoluten Alkohol. Bei dieser Behandlung trat nie ein Schrumpfen ein; in vielen meiner Schnitte steht die Körperwandung ganz weit und gleichmässig, wie im lebenden Thier, vom Darm ab; auch dieser, obgleich dünnwandig und mit sehr weitem Lumen, behält meist seine natürliche Gestalt bei. An den so zubereiteten und in Balsam eingebetteten Colonien sind alle Organe,

das Nervensystem, die beiden Gefässe, Darm, die radialen Muskelfasern des Kopfes, Segmentalorgane, Knospungszonen etc. viel klarer zur Anschauung zu bringen, als an den lebenden Thieren; namentlich dann, wenn die Chromsäure ihre Gewebe etwas gelblich gefärbt hat, wie durch concentrirtere Lösung leicht geschieht.

A. Orientirende Bemerkungen.

Untersuchungen, die ich bei den gleich zu schildernden Vorgängen hätte benutzen können, liegen nicht vor; auf die Angaben von Claus und Tauber über die Generationsfolge brauche ich hier nicht einzugehen.

Eine Chaetogasterkette ist viel complicirter gebildet, als die einer Nais; sie enthält oft bis zu 16 Zooide (Claus), die in den verschiedensten Stadien der Ausbildung begriffen sind. Die Vermehrung derselben aus einem einfachen Chaetogaster beruht auf denselben allgemeinen Wachsthumsgesetzen, wie ich sie für Nais genau formulirt habe: jedes freie oder zwischen zwei Zooiden zeitweilig eingeschlossene Afterende hat die Tendenz in infinitum fortzuwachsen. Wenn aber so ein Zooid — das letzte mit freiem Afterende (B) oder ein zwischen andere eingekeiltes (B′ oder A′) — mehr als fünf oder sechs Segmente aus dem Afterkeimstreifen entwickelt hat, so tritt zwischen zwei völlig oder doch nahezu ausgebildeten Segmenten (Taf. X, Fig. 8, Taf. XII, Fig. 11, Taf. XIII, Fig. 15) eine dies Zooid theilende Knospungszone auf. Vor jeder solchen aber, die wie bei Nais die beiden typischen Abtheilungen (vordere Rumpf- und hintere Kopfzone) enthält, schiebt sich immer wieder eine neue Knospungszone ein, genau wie bei Nais barbata, elinguis etc. Eine Verminderung der Zahl der Rumpfsegmente des vorderen Thieres, wie sie bei N. proboscidea vorkommt, tritt hier nie ein [1]). Da nun die Zahl der Segmente jedes ungeschlechtlichen Zooids ungemein klein ist (3—5 Rumpfsegmente), die ausgebildeten aber unverhältnissmässig gross und selbst absolut viel grösser sind, als die der Naiden, so muss natürlich hier die Reife jedes Zooids und seine Ablösung ausserordentlich viel später erfolgen, als bei Nais oder mit andern Worten: die grosse Zahl der in einer Kette vereinigten Zooide — gegenüber Nais — wird dadurch bedingt, dass die Ablösung vor Allem von dem Auswachsen der Kopfsegmente abhängt und nur spät eintritt, die Neu-

[1]) Tauber giebt allerdings an, eine solche auch hier beobachtet zu haben. Ich kann dies nicht als unmöglich bezeichnen; die Varianten sind in dieser Beziehung so mannichfaltig, dass ich fast Alle für möglich halten möchte. Ich selbst habe freilich, obgleich ich viele Hunderte von Chaetogaster-Exemplaren durchmusterte, nie ein Ueberspringen eines alten Gliedes durch eine Knospungszone beobachtet, während dies als Regel bei N. proboscidea sehr leicht festzustellen ist.

bildung neuer Zooide aber bedingt ist durch die rasch eintretende neue Knospungszone, wenn sich am Afterende mehr als sechs oder sieben Rumpfsegmente gebildet haben.

Die Theilungszone im hinteren Thier und die neue Knospungszone vor jeder älteren scheinen in ihrem speciellen Verhalten ganz und gar übereinzustimmen; das Afterende verhält sich natürlich anders, aber es ist auch von dem bei Nais recht sehr verschieden. Leider sind, wie oben erwähnt, meine Untersuchungen hier von keinem vollständigen Erfolg gekrönt gewesen, sodass ich mich über manche Verhältnisse nur mit grosser Reserve aussprechen kann. Ein sehr wichtiges Resultat glaube ich indessen festgestellt zu haben: die bei Nais so ungemein deutliche unpaare Ectodermknospe fehlt hier in den Knospungszonen gänzlich.

Ein weiterer wichtiger Unterschied besteht darin, dass der Zerfall des Keimstreifens in die Ursegmente, dieser letzteren in die eigentlichen Organe so ungemein rasch eintritt, dass man kaum mehr von einem wirklichen Keimstreifen sprechen kann; denn sowie die Einwanderung vom Ectoderm aus in der auch für Nais charakteristischen Weise in die Leibeshöhle hinein beginnt, fängt auch schon die Ausbildung der Ursegmente an (Taf. XI, Fig. 1 mes).

Die erste noch ungetheilte Knospungszone, wie sie im hintersten Zooid immer auftritt, hat eine Breite von 0,03 mm., die beiden ihr benachbarten Segmente eine solche von 0,03 – 0,05 mm.; hat jene erste die Breite von 0,05 mm. erreicht, so tritt auch schon die Segmentirung ein. Ganz anders bei Nais. Hier wächst sowohl die Rumpfzone wie die Kopfzone verhältnissmässig viel mehr in die Länge, ehe ihre Gliederung beginnt. Diese ungemein rasche Ausbildung der Ursegmente erschwert die Untersuchung ganz ausserordentlich.

Da ich nun in Folge dieses Umstandes nicht dazu gelangt bin, die allmälige Umbildung der Knospungszone in ähnlich vollständiger Weise aufzuklären, wie mir dies bei Nais gelungen ist, so erscheint es mir auch überflüssig, ihre beiden Hälften — die Kopf- und Rumpf-Zone — so eingehend zu behandeln, als es mir bei dieser Gattung möglich war. Dagegen muss ich die Entstehung des neuen Kopfdarmes hier ausführlicher besprechen, da ich über diesen Punkt wirklich ganz ins Klare gekommen bin und da er wegen später zu discutirender allgemeiner Beziehungen von grösster Bedeutung erscheint.

Der Durchschnitt durch ein ausgebildetes Chaetogastersegment, mitten durch ein Ganglion geführt, zeigt im Wesentlichen Uebereinstimmung mit dem von Nais (Taf. XII, Fig. 6, 8). Die neurale Muskelplatte hebt sich hier ebenso, wie bei Nais, von der Haut ab, sodass sie wie eine weite

halboffene Rinne das Nervensystem umgiebt. Die cardiale Muskelplatte ist ungemein breit; sie umspannt mehr, als die Hälfte des ganzen Umfanges. Das zwischen beiden liegende Seitenfeld ist in seiner cardialen Hälfte von einer einzigen seitlichen Muskelplatte eingenommen, in der ventralen Hälfte tritt das breite Borstenbüschel durch. Es ist also nur eine seitliche Muskelplatte vorhanden, während Nais deren zwei besitzt. Ein weiterer, wesentlicher Unterschied liegt in dem Vorhandensein einer äusseren Ringmuskellage (Taf. X, Fig. 1, 2r.m.), welche im Rumpf, wie im Kopf die vier Längsmuskelplatten rings umgiebt; im Kopf ist sie immer stärker entwickelt, als im Rumpf. Diese Ringmuskelschicht fehlt bei Nais. Der bei dieser Gattung als Seitenlinie bezeichnete Zellstrang tritt hier also, da er zwischen den zwei seitlichen Muskelplatten im Seitenfelde liegt, hart an die Epidermis heran, von dieser nur durch eine äusserst dünne Basalmembran getrennt. Bei den ausgewachsenen Segmenten von Chaetogaster dagegen fehlt diese Seitenlinie; doch sieht man hie und da zwischen der fast verschmolzenen seitlichen und cardialen Muskelplatte eine Zellengruppe (Taf. X, Fig. 1, 2, s. l.) ähnlich derjenigen, welche bei Nais continuirlich durch alle Schnitte hindurch zu verfolgen ist: hier bei Chaetogaster aber scheinen sie keinen der Länge nach zusammenhängenden Strang zu bilden. Sie sind aber, wie die Umbildung der Knospungszone lehrt, nur Ueberbleibsel einer ursprünglich auch bei dieser Gattung vorhandenen Seitenlinie.

B. Das Wachsthum am freien Afterende.

Hier bei Chaetogaster ist es sehr viel schwieriger, zu entscheiden, ob das hinterste Thier einer Kette ein freies Afterende hat oder nicht, als bei Nais; denn es ist weder am lebenden, noch an conservirten Thieren mit Sicherheit ein Zusammenhang des Nervensystems mit der Epidermis an Profilbildern zu erkennen. Es ist ferner der Enddarm hoch nach dem Rücken hinaufgerückt, ihm folgen das Nervensystem und die Borstenbüschel so ungemein dicht (Taf. XII, Fig. 11 a), dass der Raum, welcher dem ungegliederten Keimstreifen angehören könnte, ganz ungemein schmal ist. Die durch die starke Krümmung des Afterendes (Taf. XII, Fig. 11, Taf. X, Fig. 8) bedingte gebogene Lagerung der Borstenbüschel — die bei Nais fast in einer geraden Linie liegen — verhindert endlich die Anfertigung vollständiger Querschnittsreihen desselben Thieres; horizontal und sagittal geführte Schnitte sind ebenfalls wenig übersichtlich, da man in beiden Fällen Theile in derselben Schnittebene erhält, welche verschiedenen hintereinander liegenden Segmenten angehören. Bei diesem Object dürfte wohl nur der Hensen'sche Querschnitter Erfolge versprechen; leider bin ich nicht in der Lage, meine Untersuchung mit einem solchen anzustellen.

Ueber einige wesentliche Punkte glaube ich indessen doch schon bestimmten Bescheid geben zu können.

Es ist zunächst festgestellt worden, dass hier am freien Afterende genau, wie in der Knospungszone, eine sehr starke und rasche Einwucherung von Ectodermzellen aus den Seitenfeldern her in die Leibeshöhle hinein erfolgt. Sie geschieht so rasch, dass fast von Anfang an einzelne Zellgruppen sich gegenseitig zu drängen scheinen; auf einem Horizontalschnitt (Taf. XI, Fig. 1) biegen sich die den Keimstreifen bildenden Zellmassen weit nach vorn hin vor, während ihr seitlicher Zusammenhang am hintersten Ende immer nur ganz schmal ist. Zugleich sind diese einwandernden Zellgruppen fast von Anfang an von einander getrennt, und ihre Trennungslinien entsprechen den Grenzen zwischen den Ursegmenten; ja es sieht fast aus, als ob die Entstehung der letzteren einer periodischen Einwanderung von Ectodermzellen ihren Ursprung danke.

Es ist ferner auf Horizontal- wie auf Querschnitten (Taf. XI, Fig. 1, Taf. X, Fig. 5—7) gar keine Grenze zwischen dem Nervensystem und dem eigentlichen Mesoderm zu erkennen; am hintersten Ende gehen alle diese Theile so ineinander über, dass es mir ganz unmöglich erscheint, hier über die speciellere Herkunft der Spinalganglien ins Klare zu kommen. Doch kann ich nicht umhin, meine Ansicht — die sich mir als wahrscheinlich allmälig gebildet hat — dahin auszusprechen, dass durch die Einwanderung von Ectodermzellen von den beiden Seitenfeldern her sich ein ursprünglich ungegliederter, wenn auch sehr kurzer Keimstreif bildet, ohne dass eine unpaare Ectodermknospe hinzutritt. Aus dem mittleren, ungegliederten Theil entsteht das mittlere centrale Ganglion, seitlich davon aus den beiden nächsten Theilen des Keimstreifens die segmentirten Spinalganglien, endlich aus den noch weiter zur Seite liegenden Zellgruppen die Muskelplatten, Borstenbüschel, Sagittalmuskeln und Segmentalorgane. Hierfür spricht auch die Ansicht junger Knospungszonen von der Neuralseite her (Taf. XI, Fig. 5).

Ich kann es nun allerdings nicht bestreiten, dass möglicher Weise doch dicht am After eine ganz kleine Ectodermknospe vorhanden sei, aus welcher das centrale Ganglion entstünde; doch halte ich es namentlich desshalb für unwahrscheinlich, weil ich glaube mit Bestimmtheit ihr Vorhandensein in der Knospungszone in Abrede stellen zu können. Es würde sich hiernach der Keimstreif am Afterende in ähnlicher Weise verhalten, wie bei den Blutegeln, bei welchen zweifellos zwei gänzlich getrennte Hälften allmälig in der Mittellinie verwachsen, um dann erst bei eintretender Segmentirung scheinbar wieder auseinanderzurücken.

C. Die Bildung der Knospungszone.

Die erste Anlage der Knospungszone geschieht, genau wie bei Nais, in der Epidermis durch eine Vermehrung und Umwandlung ihrer Elemente, vor Allem in den beiden seitlichen Theilen. Gleichzeitig mit derselben tritt eine Einwanderung der so entstandenen Ectodermzellen ins Innere der Leibeshöhle ein; diese Einwanderung ist so energisch, dass man auf Längsschnitten Bilder erhält, welche durch die Anordnung ihrer Elemente (Taf. XI, Fig. 1) auch für das Auge den Eindruck eines activen Einwanderns hervorrufen. Sie erfolgt vom Seitenfelde aus und zwar fast gleichzeitig von der Seitenlinie — welche den cardialen Muskel von dem Seitenmuskel trennt — und von der Borstenfurche her, die zwischen neuraler und seitlicher Muskelplatte liegt.

Zugleich mit dieser Einwanderung scheint aber auch eine Wucherung der schon zuvor im Innern liegenden Theile aufzutreten, so namentlich der Ganglienzellen und der unter den Nervensträngen liegenden Chordazellen. Diese letzteren bilden hier bei Chaetogaster selbst noch an ganz ausgewachsenen Segmenten nicht selten mehr oder minder lang zusammenhängende Zellreihen (Taf. XI, Fig. 4 ch); gegen eine junge Knospungszone nehmen sie rasch an Zahl zu und füllen den sonst ziemlich grossen Zwischenraum zwischen Darm und Nervenstrang aus. Bei hinreichend aufgehellten, genau im Profil liegenden Ketten (Taf. X, Fig. 3, 4) ist dies schon im optischen Längsschnitt zu erkennen; es wird dies Resultat durch gelungene Sagittalschnitte, wie Querschnitte bestätigt.

In Bezug auf die erste Entstehung der Mesodermanlagen in der neuen Knospungszone stimmen also Chaetogaster und Nais genau überein: bei beiden geschieht die Einwucherung der Ectodermzellen durch das Seitenfeld und ebenso ist bei ihnen anfänglich die hintere Hälfte (die Kopfzone) nicht von der vorderen (der Rumpfzone) unterschieden. Die weitere Umbildung derselben in Rumpf- und Kopfzone aber ist bei beiden Gattungen ganz ungemein verschieden, sodass es auf den ersten Blick fast scheinen möchte, als sei ein principieller Gegensatz vorhanden.

Dieser Schein eines principiellen Unterschiedes wird, wie ich glaube, ausschliesslich dadurch hervorgerufen, dass bei Chaetogaster alle Vorgänge sich viel rascher, ich möchte sagen, stürmischer abspielen, als bei Nais, und auch die Umbildung, so vor Allem die Gliederung des Nervensystems, eine viel vollständigere als bei dieser ist. Bei Nais proboscidea beginnt die Gliederung des centralen — aus der Ectodermknospe entstandenen — Bauchmarks erst, wenn mindestens fünf Segmente neu entstanden sind; selbst in den ältesten Segmenten erreicht die Längscomissur zwischen zwei

Ganglienknoten niemals die Hälfte der Länge eines Ganglions. Ganz anders ist dies bei Chaetogaster. Hier sind in den Rumpfsegmenten eines erwachsenen Thieres die Comissuren oft länger, selbst wohl gar zweimal so lang, als ein Rumpfganglion; und die Trennung der zwei Mesodermplatten in Ursegmente und dann in deren einzelne Organe erfolgt so rasch, dass das vorderste Rumpfsegment meist schon zur Haut heraustretende Bauchborsten hat (Taf. XIII, Fig. 15 z A_2), wenn dicht dahinter das dritte oder vierte Borstenpaar noch tief im Mesoderm steckt oder noch gar nicht angelegt ist. Da nun gleichzeitig auch die Sonderung des Bauchmarks in einzelne Ganglienknoten vor sich geht, so muss natürlich der anfänglich vorhandene Zusammenhang zwischen den einzelnen Parthien des centralen Nervensystems sehr rasch aufgehoben werden d. h. eine so langgestreckte ungegliederte Ectodermknospe (= centralem Nervensystem), wie bei Nais könnte hier gar nicht vorkommen.

Ich möchte indessen glauben, dass eine mittlere Ectodermknospe überhaupt nicht in der neuen, zwischen zwei Zooide sich einschiebenden Knospungszone gebildet wird, sondern dass entweder das neue centrale Nervensystem entsteht durch Verwachsung aus zwei seitlichen Hälften, welche in der Borstenfurche des Seitenfeldes einwuchernd hier sich zwischen die alten Ganglien einschieben, oder auch, dass diese letzeren in dem Maasse wie die Knospungszone breiter wird, wuchern. Ich muss bekennen, dass ich trotz aller hierauf verwandten Mühe nicht im Stande war, die neuen Glieder der Ursegmente mit voller Sicherheit auf einzelne Entstehungsheerde zu beziehen. Ich ziehe es daher auch vor, nur wenige Schnitte abzubilden, welche vor Allem dazu dienen sollen, einige wesentliche Punkte festzustellen.

Die Schnitte (Taf. XI, Fig. 1; Taf. X, Fig. 5, 6, 7) zeigten zunächst, dass eine Einwucherung von dem Seitenfelde her erfolgt ist; der so gebildete Keimstreifen greift bis an den Darm (an der Neuralseite) heran, er steht ferner direct mit dem Nervensystem in Verbindung, sowie mit einer Zellgruppe, welche zwischen diesem und dem Darm liegend und die Aorta umfassend aus einer Wucherung der früher erwähnten Chordazellen (Taf. XI, Fig. 4) entstanden zu sein scheint. Auch eine Grenze zwischen den Zellen des Bauchmarks und denen der eigentlichen Mesodermplatten ist nicht zu sehen (Taf. XI, Fig. 1; Taf. X, Fig. 5—12); vielmehr scheinen innerhalb einer jungen Knospungszone alle zwischen Darm und Epidermis liegenden Bildungszellen gleichartiger Natur zu sein. Es ist begreiflich, dass bei dem vollständigen Mangel aller Grenzen und aller ausgeprägten Unterschiede im Aussehen der einzelnen Zellen hier der Untersuchung eine Grenze gezogen ist.

Dass zweitens wohl kaum durch mittlere Verdickung des Ectoderms

an der neuralen Seite eine Ectodermknospe und so ein centrales Nervensystem gebildet werden kann, folgt vor Allem daraus, dass die neurale Muskulatur, wie sagittale Längsschnitte zeigen, nie unterbrochen oder emporgehoben wird, und dass die bei Nais so auffälligen, zwischen Darm und neuem Nerv liegenden alten Muskelfasern hier gänzlich fehlen. Obgleich ich glaube, dass diese starke Abweichung wirklich vorkommt, so wage ich, im Hinblick auf das so ausserordentlich schwierige Object, doch nicht, hierüber einen ganz entschiedenen Ausspruch zu thun. Auch will ich offen bekennen, dass mir die Untersuchung anderer Punkte von grösserem Interesse zu sein schien; denn wenn es auch gelingen sollte, festzustellen, dass in der That hier bei Chaetogaster die centrale Parthie eines Ganglions nicht als unpaare Verdickung aus dem Ectoderm, sondern durch Verwachsung zweier seitlicher Hälften entstünde, so wäre damit, wie mir scheint, doch kein typischer Gegensatz in der Bildungsweise des centralen Nervensystems erwiesen. Denn auch bei Nais — und überhaupt bei allen gegliederten Thieren — entsteht dasselbe aus zwei Hälften, welche mehr oder minder deutlich in der Mittellinie unterbrochen sind; ob sie nun gleich im Anfang, noch dem Ectoderm angehörend, so miteinander verwachsen, dass sie bei ihrem Dickenwachsthum das überlagernde Muskelblatt aufheben müssen; oder ob sie sich zunächst vom Ectoderm sondern, über den Muskel wegwachsen und dann erst sich in der Mittellinie vereinigen, ist im Grunde nicht sehr verschieden. Sollte sich dagegen zeigen — was ich fast als wahrscheinlich annehmen möchte —, dass das centrale Nervensystem der neuen Zooide durch Auswachsen der Ganglien der alten Zooide entstünde, so wäre der Unterschied noch geringer; denn so gut, wie bei der Hervorbringung einer neuen Kopfzone bei Nais das Vorderende des Rumpfbauchmarks (oder eines ausgewachsenen Ganglions bei N. proboscidea) in jene hineinwächst, ebensogut kann bei Chaetogaster der einmal angelegte Nervenstrang auch die Fähigkeit besitzen, nicht blos in neue Kopf-, sondern auch in neue Rumpfzonen hineinzuwachsen. Das in Taf. XI, Fig. 5 gegebene Flächenbild der Bauchseite einer Chaetogasterkette könnte allerdings die Meinung erzeugen, es betheilige sich das Ganglion des ältesten Rumpfsegments nicht an der Ausbildung des neuen Kopfmarks; denn bei C n ist derselbe ganz deutlich vom Schlundring oder vielmehr vom Keimstreifen getrennt. Aber die jüngeren Zonen zeigen diese Trennung nicht; in diesen stossen die schon vorhandenen Ganglien des Bauchmarks vorn wie hinten an die Zellen der neuen Zone an. Eine sichere Entscheidung ist in dieser Beziehung also weder durch Schnitte, noch durch unversehrte Ketten zu liefern.

D. Weiteres Wachsthum der Kopfzone.

Im vorhergehenden Abschnitt ist gezeigt worden, dass Kopf- und Rumpfzone hier, wie bei Nais, ihrer ersten Entstehung nach völlig identisch sind. Während aber bei Nais die Sinnesplatte verhältnissmässig spät auftritt (s. oben pag. 211, 212), wird sie hier bei Chaetogaster so früh angelegt, dass dadurch die beiden Abschnitte der Zone fast schon von Anfang an zu unterscheiden sind. Noch verschiedener aber verhält sich diese Gattung in Bezug auf die beiden seitlichen Ectodermeinsenkungen, welche dort bei Nais zur Ausbildung des dorsal liegenden Schlundstempels führten; diese treten hier an die neurale Seite des Darmes heran, heben diesen allmälig empor und vereinigen sich zu einem ganz neuen Kopfdarm, welcher den alten Darm im Bereiche des eigentlichen Kopfes vollständig verdrängt. Der Schlundring und das sogenannte Gehirn entstehen, ganz wie bei Nais, durch Verwachsen der beiden Sinnesplatten mit den von der Bauchseite her um den Schlund herumwachsenden Schenkeln des Bauchmarks. Eine dorsal liegende Medullarplatte fehlt hier ebenso, wie bei Nais.

Wir wollen die Entstehung des Kopfmarks (Gehirns) und des Kopfdarms gesondert untersuchen. Zuvor muss noch kurz der Bau des Kopfes eines ausgewachsenen Zooids geschildert werden.

Das Vorderende (Taf. XIII, Fig. 15), der sogenannte Rüssel der geschlechtslosen Exemplare von Chaetogaster, setzt sich bekanntlich schroff gegen den Rumpf ab, welcher nur 3—5 [1]) ausgewachsene Segmente besitzt; die Zahl dieser Rumpfsegmente ist nicht constant. Einem jeden derselben

---

[1]) Die Variabilität ist überhaupt in der Familie der Naiden ungemein stark. Dieselbe Chaetogasterart hat im ungeschlechtlichen Stadium bald nur drei, bald vier, selbst fünf Körpersegmente; dass dies kein specifischer Unterschied ist, zeigt die Thatsache, dass mitunter in Ketten, deren Zooide sonst vier Glieder besitzen, plötzlich eines auftritt mit drei Segmenten und umgekehrt. Noch merkwürdiger ist, dass je nach den Localitäten die Zahl der Körpersegmente derselben Art verschieden ist; in Kissingen hatte Chaetogaster diaphanus im September fast ausnahmslos vier Glieder, hier in Würzburg nur drei, jetzt im Juni hier in Würzburg meistens vier, mitunter sogar fünf. Augen, Grösse, Generationsfolge sind ebenso variabel; selbst die Borstenform scheint bei Nais den grössten Schwankungen unterworfen zu sein. Ich finde jetzt — im Monat Juni — hier in der Nähe von Würzburg eine ungeschlechtliche, durch Knospung sich vermehrende Nais, die ich in keiner Weise von der so vielfach von mir untersuchten N. barbata zu unterscheiden weiss; aber in den Borstenbüscheln des Rückens finde ich neben den Haarborsten noch getheilte Hakenborsten. Dies würde die Art zur Gattung Tubifex stellen; aber von dieser ist keine Knospung bekannt, auch ist der ganze Habitus des Thieres entschieden naidenartig. In einem späteren Aufsatze werde ich meine bisherigen Erfahrungen über die ungemein grosse Variabilität der Oligochaeten ausführlich mittheilen.

entspricht ein Ganglion, welches von seinen Nachbarn durch eine lange Comissur getrennt ist. Vor dem ersten Rumpfganglion liegt, scheinbar dem Rumpf noch angehörend, ein anderes Ganglion (Taf. XIII, Fig. 15 g), welches aber vorn direct übergeht in das hinterste, bereits entschieden im Kopf liegende. In Bezug auf die Gestalt des Kopfbauchmarks (Gehirntheil) verweise ich auf Leydig's eingehende Schilderung. Der eigentliche Kopf ist vom Rumpf durch ein muskulöses Diaphragma getrennt; wo dieses (Taf. XIII, Fig. 15) den Darm umgiebt, ist dieser letztere ungemein eng geworden, und umgeben von einem dicken, aus Ringmuskeln gebildeten Sphincter. Von diesem Diaphragma an lassen sich im Kopfe drei Abschnitte des Kopfdarms unterscheiden; der hintere (Taf. XIII, Fig. 14) kürzeste liegt von jenem Sphincter umgeben, und hat ein sehr enges, fast kreisförmiges ausgezacktes Lumen; der mittlere ist der längste, er ist sehr weit (Taf. XIII, Fig. 12, 13), im Querschnitt ziemlich regelmässig dreieckig mit dünnem glattem Epithel; der vorderste ist wieder kürzer im Querschnitt (Taf. XIII, Fig. 11), rund und eng und er weitet sich dann plötzlich in die fast terminal liegende Mundöffnung aus. Ringsum ist dieser Kopfdarm umgeben von einer dünnen inneren Ringmuskel- und einer äusseren Längsmuskellage (Taf. X, Fig. 1; Taf. XIII, Fig. 11–14); diese letztere wird durchsetzt von einem dichten Filz radial stehender Muskelfaserzellen, welche nach allen Richtungen an die Haut ausstrahlend offenbar eine starke Erweiterung des Kopfdarms zu erzeugen vermögen. Die neuralen Muskelfaserzellen treten, wie schon Leydig[1]) hervorgehoben hat, zwischen den zwei Hälften des Kopfbauchmarks, wie des dorsalen Schlundganglions hindurch. Ventral dicht unter und seitlich vom Munde (Taf. XIII, Fig. 15) tritt ein grosses Borstenbüschel aus, das einzige, welches dem Kopfe zukommt. Der Schlundring endlich biegt sich ziemlich früh und weitab vom Munde (Taf. XIII, Fig. 15) um den Schlund herum; der vor ihm liegende Raum wird zum Theil ausgefüllt durch einen vorderen Sphincter, den ich im Gegensatze zu dem am Hinterende des Kopfdarms gelegenen Schlundsphincter als Mundsphincter bezeichnen will (Taf. XIII, Fig. 11).

Das einzige Borstenpaar und die tonnenähnliche Gestalt des Kopfes könnten zu der Meinung verführen, es sei derselbe nur durch die Umwandlung eines einzigen, des vordersten, Segmentes entstanden. Gegen diese Annahme liesse sich schon die Gestalt des Kopfbauchmarks ins Feld führen; nach Leydig hat es — abgesehen vom dorsalen Schlundganglion — deutlich mehrere Einschnitte, welche trotz der Continuität des ganzen Kopfmarks doch eine gewisse Segmentation anzudeuten scheinen. Die Bildungsweise

---

[1]) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Atlas Taf. II, Fig. 1 k.

des neuen Kopfes der durch Knospung entstandenen Zooide zeigt in der That, dass er angesehen werden muss als durch die Verschmelzung mehrerer ursprünglicher Segmente entstandenes, nur scheinbar einfaches Gebilde.

1) Die Bildung des Kopfnervensystems. Ich hatte oben bereits bemerkt, dass ich aus dort erörterten Gründen keine klare Einsicht in die erste Entstehung des Bauchmarks der neuen Knospungszone gewinnen konnte. Der zur Kopfzone werdende Abschnitt derselben wird aber sehr früh dadurch scharf bezeichnet, dass in ihm nicht blos die neural gelegene Platte des Keimstreifs vorhanden ist — wie in der Rumpfzone —, sondern dass davor noch eine zweite Einsenkung vom Ectoderm herkommt, welche in der Rumpfzone ausnahmslos fehlt. Diese Einsenkung beginnt von der Seitenlinie, also von dem Zwischenraum her, welcher den einfachen Seitenmuskel vom cardialen Muskel trennt (Taf. X, Fig. 5—7); sie wächst zunächst gegen den Darm zu, krümmt sich später auf die Rückseite desselben, vereinigt sich dabei mit dem von der Neuralseite herkommenden ventralen Schenkel des Schlundringes, um mit diesem zusammen auf der Rückseite des Darms zum oberen Schlundganglion zu werden. Diese Einsenkung bildet die Sinnesplatte.

Leider bin ich auch hier nicht im Stande, über die feineren Verhältnisse bei diesen Vorgängen Genaueres anzugeben; denn auch hier wieder ist das Gewirre der einzelnen Elemente so gross, sind sie selbst so klein, so dicht aufeinandergepackt und anfänglich so wenig untereinander unterschieden, dass es unmöglich erscheint, mit Sicherheit die Herkunft einzelner Gewebsgruppen zu bestimmen. So war es mir unter Anderem nicht möglich, über die Abkunft der radiären Muskelzellen oder der Muskelschicht des Kopfdarms zur Klarheit zu kommen; und es schien mir, als ob nicht blos die Zellenlagen, aus denen ventral das Kopfbauchmark oder der neue Kopfdarm entstehen, sondern auch die seitliche Einwucherung aus der Seitenlinie, welche unzweifelhaft zu einem Theil des Schlundringes und Gehirnes wird, Muskelfasern zu erzeugen vermöchten.

So interessant es nun auch sein würde, diese und andere histologische Fragen zu untersuchen, so kann ich sie hier doch um so eher bei Seite lassen, als ihre Beantwortung nichts zur Lösung der eigentlichen Aufgabe beitragen würde: die Entstehung des Schlundringes zu erforschen. Dass dieser aber gebildet wird durch die Umwachsung des Schlundes von der Neuralseite her, und durch die Vereinigung zweier ursprünglich gesonderter Anlagen — des Bauchmarks und der Sinnesplatte —, leidet keinen Zweifel.

Es zeigen einmal Durchschnitte durch die jüngsten, wie ältesten Kopfzonen (Taf. X, Fig. 5—12; Taf. XII, Fig. 9, 10 etc.) keine Spur einer dorsalen Medullarplatte; die cardiale Muskelplatte geht ausnahmslos con-

tinuirlich durch alle Zooide einer Kette hindurch und sie muss sich daher, in dem Maasse wie neue Knospungszonen gebildet werden, durch Einschiebung neuer Muskelelemente verlängern, ohne dass je die Continuität dieser Muskelschicht unterbrochen wird. Das Ectoderm zeigt hier allerdings (Taf. X, Fig. 5; Taf. XI, Fig. 2) eine schwache Verdickung; aber es findet so wenig bei Chaetogaster, wie bei Nais (s. pag. 206) eine Einwucherung aus der cardialen Hälfte des Ectoderms statt. Diese umgreift aber den Umfang eines Querschnittes mehr als zur Hälfte; es liegt somit die erste Stelle, von welcher aus eine Einwucherung neuer Ectodermelemente stattfindet, die Seitenlinie (Taf. X, Fig. 5—7), schon auf der Bauchseite. Es ist damit bewiesen, dass in dieser Gattung so wenig, wie bei Nais, das sogenannte Gehirn gebildet wird durch eine dorsal liegende Medullarplatte.

Es geben ferner die Beobachtungen am unverletzten Thiere schon ohne Weiteres Aufschluss darüber, dass der Schlundring in der That vom Bauche her um den Schlund herum und auf den Rücken hinaufwächst. Bei genau im Profil liegenden Ketten (Taf. X, Fig. 8 $z\ z_1 + x$; Taf. XIII, Fig. 15) erreicht die jüngste Theilungszone von B_1 (Taf. X, Fig. 8) noch nicht einmal die Höhe der Seitenmuskel; tritt dann die Einwucherung der Sinnesplatte von der Seitenlinie her ein, so vergrössert sie den Umfang der Kopfzone (Taf. X, Fig. 5) und hat sich die Sinnesplatte von dem Ectoderm abgelöst, näher an den Darm herangelegt und schon fast den ganzen Umfang des letzteren umwachsen (Taf. XIII, Fig. 15 com A_1), so sieht man doch sowohl an Querschnitten, als an wirklichen und optischen Sagittalschnitten (Taf. X, Fig. 4), dass die beiden etwas angeschwollenen oberen Enden des Schlundringes sich noch nicht in der dorsalen Mittellinie vereinigt haben. Auch an genau auf dem Rücken liegenden Ketten (Taf. XI, Fig. 5) ist dasselbe Resultat leicht zu gewinnen; die ganz junge Knospungszone z_{b1} greift nicht einmal auf der Bauchseite soweit seitlich über, dass die seitliche Darmwand dadurch verdeckt würde; in z_c ist diese letztere fast erreicht; in beiden fehlt noch die Sinnesplatte. In der etwas älteren Zone z_b ist diese vorhanden, und hat sich schon mit dem von der Neuralseite her kommenden Keimstreif verbunden; der so angelegte Schlundring legt sich zwischen Haut und Darm beiden eng an; stellt man dann aber — was in der Zeichnung natürlich nicht auszudrücken war —, noch tiefer ein, so sieht man, dass dieser Schlundring plötzlich stumpf endigt ohne auf die Rückenseite des Darmes überzugreifen. In dem Maasse nun, wie Schlundring und Sinnesplatte sich mehr um diesen herumkrümmen, wird auch der Darm immer mehr eingeengt, sodass in späteren Stadien der Schlundring viel weiter, als ursprünglich, von der Haut entfernt, dagegen hart am Darm liegt. Die wirkliche Verbindung beider Hälften, also der

dorsale Verschluss des Schlundringes geschieht ebenfalls viel früher, als bei Nais. Es geht endlich aus den verschiedenen Durchschnitten hervor, dass noch in ziemlich späten Stadien, wenn der Schlundring bereits geschlossen oder nahe vor dem Schluss ist, die Sinnesplatte sich nicht von der Seitenlinie gelöst hat; sie tritt als ein schmaler Zellstrang (Taf. XII, Fig. 9 sl) von ihr ab gegen das dorsale Schlundganglion zu, an das sie gleichzeitig mit dem vom Bauchmark herkommenden Bogen (Taf. XII, Fig. 9 com) anstösst. Leider sind diese beiden Zellenzüge, namentlich der letztere, in ihrer ersten Entstehung undeutlich, da sie allzusehr verhüllt sind von Bildungszellen der verschiedenen Muskelschichten. Da aber die anfängliche Einsenkung von der Seitenlinie her gegen den Darm zu ungemein klar zu erkennen ist (Taf. X, Fig. 5—12), und auch über die spätere Verbindung der von ihr ausgehenden Sinnesplatte mit dem Schlundring kein Zweifel bestehen kann: so ist auch hier dasselbe Resultat, wie für Nais festgestellt, die Entstehung des dorsalen Schlundganglions durch die Vereinigung der zwei getrennten Anlagen des Bauchmarks und der Sinnesplatte. Darin auch wieder liegt die Berechtigung zu der hier geübten Benennung der letzteren. Denn wenn die von der Seitenlinie aus gegen den Darm zu sich wendende Einsenkung hier bei Chaetogaster auch niemals Sinnesorgane entwickelt, und später sogar ihre Verbindung mit der Epidermis völlig aufgiebt: so entspricht sie morphogenetisch doch durchaus der ein Auge erzeugenden Sinnesplatte von Nais. Denn für beide Theile ist das Doppelte charakteristisch, dass sie sich mit der vom Bauche herkommenden Comissur dorsal zum sogenannten Gehirn verbinden und dass sie aus dem Seitenfelde und zwar aus einem ganz bestimmten Theil desselben, der sogenannten Seitenlinie entstammen. Selbst das Fehlen der Augen ist nicht einmal ausschliesslich für Chaetogaster bezeichnend; denn auch bei Nais barbata kommen nicht selten blinde Individuen vor, die aber trotzdem ein typisch gebautes Gehirn und einen zur Epidermis tretenden Sehnerv besitzen.

Ein wesentlicher Unterschied besteht aber dennoch. Bei Nais und andern Oligochaeten bleibt die Seitenlinie in der ganzen Länge des Körpers bestehen und ihre Zellen vereinigen sich im Kopfende mit der Comissur des Schlundringes (Taf. XI, Fig. 3 s. l. von Psammoryctes); sie ist in ihrer ganzen Länge von der Epidermis nur durch eine ganz dünne Haut getrennt, die ich nur als eine Basalmembram auffassen kann, obgleich sie an der Stelle des sonst für die Anneliden so charakteristischen Ringmuskels liegt. Bei Chaetogaster dagegen tritt die Seitenlinie, welche anfänglich sogar schärfer ausgeprägt ist (Taf. X, Fig. 2 s. l.) als bei Nais, mehr und mehr zurück und geht schliesslich ganz oder fast völlig zu Grunde; an ihrer Stelle schliessen sich die vorher durch jene getrennten Muskelplatten vollständig

und schliesslich bildet sich auch noch zwischen der Epidermis und den Längsmuskeln die bekannte Ringmuskulatur aus (Taf. X, Fig. 1 r. m.). Im Kopfe erreicht diese letztere durchgehends eine grössere Mächtigkeit, als im Rumpfe. Im Kopfe schliesst sich die Längsmuskulatur ringsum, selbst in der ventralen Borstenfurche (Taf. XIII, Fig. 11—14; Taf. X, Fig. 1); frei bleibt natürlich nur die Stelle zum Durchtritt des vordersten Borstenbüschels; im Rumpfe dagegen erhält sich die Bauchborstenfurche als weiter, von Ringmuskulatur bedeckter Zwischenraum zwischen der unpaaren, neuralen und den beiden seitlichen Muskelplatten.

Ich glaube hiermit die Identität in der Entstehung des Kopfmarks von Chaetogaster und Nais und zugleich auch die Behauptung als richtig erwiesen zu haben: dass bei beiden Gattungen das obere Schlundganglion als vorderster Abschnitt des Bauchmarks entsteht, dem sich zur Auszeichnung von allen übrigen Ganglien desselben eine besondere Anlage durch die selbständige Einsenkung der Sinnesplatte zugesellt.

2) Die Entstehung des Kopfdarms. In Bezug auf die erste Anlage der Kopfzone stimmen Nais und Chaetogaster überein; bei beiden erfolgt die Anlage eines neuen Kopfkeimstreifens durch Einwucherung aus den beiden Bauchborstenfurchen her. Während aber der an den Darm herantretende Theil der zwei Keimstreifhälften bei Nais allmälig von der Bauchseite her um den Schlund herum und auf den Rücken hinaufrückt, um hier den sogenannten Schlundkopf zu bilden (s. pag. 215 sqq.): vereinigen sich bei Chaetogaster jene Keimstreifhälften unter dem Darm, zwischen diesem und dem Nervensystem, zu einem anfänglich ganz soliden Zellwulst, welcher mit der Kopfzone und dem alten Darm in die Länge wachsend in der That diesen letzteren als neuer Kopfdarm fast gänzlich zu verdrängen bestimmt ist. Damit ist ein anderes Extrem in der Umbildung der gleichen, primären Anlage festgestellt: dort entstand durch Verwachsung zweier vom Seitenfelde her sich bildender Einsenkungen (der sogenannten Kiemengangwülste), dorsal über dem alten Darm ein scheinbar unpaares Anhangsorgan des letzteren, hier bildet sich aus der morphologisch gleichen Einwucherung heraus an der Bauchseite des alten Darms ein gänzlich neuer Kopfdarm, während jener fast vollständig resorbirt wird.

Die grosse allgemeine Bedeutung dieses Resultats wird es rechtfertigen, wenn ich die interessante Bildungsweise des neuen Kopfdarms genauer schildere.

Wenn die erste Anlage der noch nicht getheilten Knospungszone erfolgt, so wächst sie von zwei Seiten her rasch an den Darm heran (Taf. X, Fig. 5—7), ohne dass ihre beiden Hälften sich in der Mittellinie vereinigten (wie bei Nais); das Nervensystem scheint mit allen seinen Theilen

gleichmässig fortzuwachsen, ja selbst zum Theil sich an der Bildung jenes Keimstreifens zu betheiligen; seine Zellen gehen ohne alle Grenze in die benachbarten Theile, ja selbst in die Zellgruppe über, welche unter den Nervensträngen liegend in den ausgewachsenen Segmenten (Taf. XI, Fig. 4) ganz das charakteristische Aussehen der bei Nais beschriebenen Chordazellen haben. Auch diese scheinen bei der Ausbildung der Zone betheiligt zu sein, wenigstens vermehren sie sich in dem Bereiche der letzteren ungemein stark und liegen dann als dicker Zellenhaufen zwischen Darm und Kopfmark. Ein mehr oder minder weiter Zwischenraum zwischen Darm, den zwei Keimstreifhälften und dem Nervensystem wird zum Theil ausgefüllt von der Aorta (dem Bauchgefäss s. Taf. X, Fig. 5—7 ao, Fig. 9—12). Der Darm endlich zeigt noch keine sonderliche Vermehrung seiner Elemente; sein Epithel ist mehrschichtig; die inneren Zellen sind meistens gross, glashell mit kleinem Kern, der sich in Carmin schlecht färbt; die äusseren klein, und in mehreren Lagen ungemein dichtgedrängt. Diese färben sich immer sehr stark, jene inneren aber schwach; doch ist keine scharfe Grenze zwischen ihnen wahrzunehmen.

Das nächste Stadium (Taf. XII, Fig. 12) wird einmal durch die Einwucherung der beiden Sinnesplatten nach dem Rücken zu und dann durch die unter dem Darm stattfindende Vereinigung breiter Zellbrücken (der Kiemengangwülste) des Keimstreifens und auch durch stärkere Vermehrung der Darmepithelzellen bezeichnet. Gleichzeitig damit haben sich die beiden Bauchborstenbüschel d. h. deren Bildungszellgruppen und der Schlundring aus dem Keimstreifen gesondert. Dieser letztere umfasst den Schlund so, dass seine beiden Schenkel, die sich oben schon mit den Sinnesplatten zu verbinden scheinen, dicht hinter den zwei Kiemengangwülsten liegen, welche von den beiden Bauchborstenfurchen her schräg nach unten und innen gegen den Darm zu treten (Taf. XII, Fig. 12 kg). Hier vereinigen sie sich in einer mittleren unpaaren Zellgruppe (Taf. XII, Fig. 12 k; Taf. XI, Fig. 2 k), welche ebenso sehr jenen beiden Wülsten, wie der ventralen Wand des Darms anzugehören scheint; denn eine Grenze ist zwischen diesen drei Theilen nicht aufzufinden. Die Zellen des Darms sind nun schon ringsum in starker Vermehrung begriffen, namentlich aber an seiner ventralen Seite; diese Vermehrung trifft aber nie die grossen, inneren, sondern immer nur die kleineren äusseren Zellen. Die nothwendiger Weise eintretende Verlängerung der grosszelligen inneren Epithellage wird wahrscheinlich durch Zwischenschieben kleinerer Zellen aus der äusseren Schicht bewirkt; wenigstens fand ich immer zwischen den grossen Zellen schmale, cylindrische, die sich stärker färbten, als jene, nie aber Theilungsstadien der grossen Zellen. Während der hier beschriebenen Vorgänge hat die

Kopfzone eine Länge von etwa 0,07 — 0,09 mm. erreicht; auf der ventralen Seite sind die wesentlichsten Organe schon angelegt. Der alte Darm hat sich entsprechend verlängert; seine ventrale Wand hat sich etwas verdickt und mit den vorhin erwähnten zwei Seitenbalken zu dem unpaaren dicken Zellwulst vereinigt. Es steht somit der alte Darm durch den mittleren Zellwulst und die beiden von ihm ausgehenden Kiemengangwülste mit dem Ectoderm in directer Verbindung (Taf. XII, Fig. 12). Der unpaare Zellwulst und die beiden Kiemengangwülste bilden die erste Anlage des neuen Kopfdarms, die, wie wir gesehen haben, gleichzeitig mit der Ausbildung des Schlundringes beginnt. Während dieser sich aber rasch zum sogenannten Gehirn schliesst, erfordert die vollständige Ausbildung des neuen Kopfdarms ungemein lange Zeit; denn sie vollendet sich erst, wenn das Zooid sich bereits als lebenfähiges Individuum von der vordern Hälfte der Kette abgelöst hat.

Im nächsten Stadium (Taf. XII, Fig. 6—8 k) hat der unpaare Zellwulst bedeutend an Dicke (und natürlich auch an Länge) zugenommen; die ihn mit der Epidermis verbindenden seitlichen Kiemengangwülste sind entsprechend der Verlängerung des vordersten Stückes der Kopfzone länger und dünner geworden (Taf. XI, Fig. 2 kg). Jener Wulst setzt sich nun von der grosszelligen Zelllage des Darmepithels durch eine fast grade Linie (Taf. XII, Fig. 7, 8) scharf ab; sein Querschnitt (Taf. XII, Fig. 7, 8 k) ist fast dreiseitig, mit dem einen etwas abgerundeten Winkel hart an das Kopfmark herangreifend. Gleichzeitig damit hat sich in ihnen die Zellmasse gegen das Centrum zu mehr oder minder regelmässig radial geordnet und ebenso stehen in den beiden seitlichen Zellbalken die Zellen, die undeutlich cylindrisch sind, in der Mitte fast von einander getrennt und epithelartig geordnet. Beide Theile aber sind doch noch vollständig solid. Jene allmälig regelmässiger werdende Anordnung ihrer Zellen deutet indessen eine sich vorbereitende Aushöhlung an, welche – wie es scheint — in den beiden seitlichen Zellbalken, wie in dem unpaaren Zellwulst gleichzeitig, aber ursprünglich gesondert, auftritt.

Wenn diese Höhlungen, die einfach durch Auseinanderweichen der vorher sich berührenden Elemente entstehen, deutlich erkennbar sind, so hat nun der unpaare Zellwulst, oder, wie ich jetzt sagen kann, der neue Kopfdarm einen Umfang, welcher den des alten Darms bereits übertrifft: seine obere, fast grade Fläche hat diesen letzteren stark nach oben gedrückt (Taf. XII, Fig. 9)[1]. Der alte Darm vermittelt aber natürlich immer noch

[1]) Die Figuren 9 und 10 sind von einer anderen Querschnittreihe, als Fig. 6—8; aber sie schliessen sich hier genau an, sodass ich glaube, in der Schilderung beide vereinigen zu können.

die Verbindung zwischen den verschiedenen Zooiden der ganzen Colonie, und die im neuen Kopfdarm aufgetretene Höhlung steht mit der des alten Darms in keiner Verbindung. Es geht dies aus Sagittalschnitten, optischen (Taf. XIII, Fig. 16) wie wirklichen (Taf. XII, Fig. 13—16), zweifellos hervor; bestätigt wird dieser Befund durch vollständige Querschnittsserien. In Taf. XII, Fig. 13—16 sind vier aufeinanderfolgende Längsschnitte durch eine Knospungszone abgebildet, deren Schlundring sich schon geschlossen hatte. Fig. 13 und 14 entsprechen einem Schnitte seitlich der Mitte, in Fig. 15 und 16 hat der Schnitt die Mittellinie getroffen; in jenen sind daher die beiden Darmabschnitte von A und B getrennt, in diesen deutlich verbunden. Im neuen Kopftheil liegt unter dem Darm ein dicker Zellwulst (k) der in Fig. 13 und 14 eine kleine, hart an der Grenze zwischen Kopftheil von B und Rumpftheil von C liegende Höhlung (k g h) aufweist; diese Höhlung tritt in Fig. 15 ziemlich weit nach hinten, also in den mittleren Zellwulst hinein, in der darauffolgenden Figur, deren Schnitt etwas schräg gegangen war, schiebt sie sich wieder weiter nach vorn hin vor, und hier sieht man deutlich den Kiemengangwulst am oberen Rande des Schnittes in die Epidermis übergehen.

Die Furche, welche in der so in Schnitte zerlegten Zone die Kopfzone von der Rumpfzone scheidet, hat hier schon ziemlich tief eingegriffen, aber stärker an der neuralen, als an der cardialen Seite. Auf jener (Taf. XII, Fig. 14—16 m) soll sich später der Mund bilden: gegen dieselbe streben natürlich auch die beiden hohlen Kiemengangwülste zu, zugleich aber auch sich stark nach aussen wendend. An der neuralen Seite findet sich ferner zwischen dem Kopftheil von B und dem Rumpftheil von C eine kleine Höhle (Taf. XII, Fig. 14—16 m, Taf. XI, Fig. 1 m), welche in dem mittleren Schnitt (Fig. 15 m) am grössten ist, dann nach beiden Seiten hin abnimmt. Diese Höhlung ist anfänglich eine innere, rings geschlossene; man sieht sie sehr leicht an auf dem Rücken liegenden Colonien oder auch an Horizontalschnitten (Taf. XI, Fig. 1), aber man überzeugt sich auch an solchen Flächenbildern, dass anfänglich hier neurale Muskulatur, Nerv und Epidermis quer herüber von B nach C gehen und die innere Höhlung von der tiefen Einsenkung der Trennungsfurche zwischen Kopf und Rumpf scheiden. Sehr bald aber löst sich hier und zwar genau in der Mittellinie der Zusammenhang zwischen Epidermis, Muskulatur und Nerv und nun communicirt die innere Höhle durch einen rautenförmigen Spalt mit dem umgebenden Wasser (Taf. XI, Fig. 7 m). Auch an optischen Längsschnitten — die an günstigen Präparaten recht klar sind — sieht man (Taf. XIII, Fig. 16), dass der enge Darm der Kopfzone die beiden Zooide noch ver-

bindet, und dass der Kiemengang (Taf. XIII, Fig 16 kgh) und die Höhle des unpaaren Zellwulstes noch sehr klein sind und in keiner Weise mit dem alten Darm in Verbindung stehen; zugleich sieht man dann aber auch, dass die eben besprochene kleine Höhlung zwischen den beiden Kiemenganghöhlen liegt und die rautenförmige Oeffnung nur zwischen diesen (Taf. XI, Fig. 7 ksp) nach aussen mündet.

Gleichzeitig aber mit dem Aufheben des Zusammenhanges der neuralen Muskelplatte und der Nerven zwischen B und C, und dem dadurch bedingten Durchbruch der kleinen inneren Höhle — die wir nun schon als Mundhöhle bezeichnen können — nach aussen, haben sich auch schon die beiden Kiemengänge mit der Höhlung des mittleren Darmwulstes in Verbindung gesetzt und zugleich seitlich von der Mundhöhle nach aussen hin geöffnet. (Taf. XI, Fig. 7 ksp; Fig. 2 kg; Taf. XII, Fig. 5). Sowohl die Untersuchung ganzer Thiere, wie die von Horizontalschnitten (Taf. XII, Fig. 3—5) stellen dies Resultat zweifellos fest. In Fig. 3 hat der Horizontalschnitt die neue Kopfdarmhöhle (k) eben gestreift; in Figur 4 setzt diese sich ganz deutlich in zwei schmale Canäle über (kgh), welche in äusserst klarer Weise sich im nächsten Schnitte in zwei Löchern seitlich öffnen (Taf. XII, Fig. 5), während die hintere Kopfdarmhöhle nur noch ganz schwach kenntlich ist. Es entsprechen diese 3 Schnitte einem etwas früheren Stadium, als dasjenige ist, von dem ich in Taf. XIII, Fig. 17 einen optischen Sagittalschnitt abgebildet habe. Hier ist die vom Bauch her beginnende Trennung zwischen B und C schon so weit gediehen, dass fast der alte Darm erreicht ist; die Mundhöhle — neben welcher sich die beiden Kiemenspalten öffnen — hat sich schon ziemlich tief eingesenkt (Taf. XIII, Fig. 17 m.), aber sie ist von der dahinter liegenden Kopfdarmhöhle durch eine breite Scheidewand (z) getrennt, welche nichts anderes ist, als der Rest der Membranen, welche die beiden mit der Kopfdarmhöhle hinten in Verbindung getretenen Kiemengänge von der vorhin beschriebenen inneren Höhle an der Grenze zwischen Kopf- und Rumpfzone scheiden. Diese Scheidewand bleibt auch ziemlich lange bestehen; sie wird erst resorbirt, wenn B sich von C gelöst hat, aber immer noch früher, als der nun schon vollständig gewordene neue Kopfdarm in Verbindung mit dem alten Rumpfdarm tritt.

Da diese Scheidewand zwischen den beiden Kiemengängen und der dazwischen liegenden Mundhöhle schräg läuft und auch ziemlich dünn ist, so zeigen sagittal geführte Schnitte meist nur Bruchstücke derselben; in optischen Längsschnitten (Taf. XIII, Fig. 17) ist sie dagegen sehr deutlich. Eine Querschnittsreihe durch eine Kopfzone geführt, welche dem in Taf. XIII, Fig. 17 abgebildeten optischen Schnitt nahezu entspricht, bei der also die Verbindung zwischen den zwei in Trennung begriffenen Zooiden

nur durch den alten Darm, die cardiale Muskelplatte und Epidermis vermittelt wird, muss, von vorn nach hinten geführt, zuerst (Taf. XIII, Fig. 9, 10) die bis an den alten Darm herantretende, tief eingesenkte Mundhöhle (m) zeigen mit dem Mundspalt; der nächste auf Figur 9 folgende Schnitt (Taf. XIII, Fig. 8) zeigt schon die Scheidewand, welche die nun ringsum abgeschlossene Mundhöhle in zwei Hälften zu theilen beginnt (Taf. XIII, Fig. 8 kgh). Die hier noch nicht vereinigten Kiemengänge sind neben einander noch auf mehreren Schnitten zu verfolgen, bis sie sich endlich zu der neuen Kopfdarmhöhle verbinden. Diese letztere ist bedeutend erweitert, fast dreieckig geworden und schon grösser als der Durchschnitt des ihrer dorsalen Wandung anliegenden alten Darms. Die an Fig. 8—10 sich nach hinten anschliessenden Schnitte habe ich nicht abgebildet, um allzu häufige Wiederholungen möglichst zu vermeiden.

Bald nach Erreichung des (durch Taf. XIII, Fig. 8—10 und Fig. 17 repräsentirten) Stadiums lösen sich die beiden Zooide mit ihren zugehörigen jüngeren Ketten von einander. Es hängt dann der abgerissene Darm am Vorderende des einen Thieres hervor, aber der neue Kopfdarm ist trotzdem noch nicht functionsfähig geworden. Die allgemeinen Verhältnisse sind ebenfalls noch ganz andere, als beim völlig ausgebildeten Kopf. Dieser ist (im Durchschnitt) fast doppelt so lang, wie bei der Ablösung; er hat eine vordere abgestutzte Fläche, welche von dem weitklaffenden Maul (Taf. XIII, Fig. 20 m) vollständig eingenommen wird; das dorsale Schlundganglion liegt bei ihm auf etwa $^1/_3$ der Gesammtlänge des Kopfes vom Maul entfernt (Taf. XIII, Fig. 20 dg) und der Raum vor ihm wird bis zum Munde hin durch den breiten, vorderen Sphincter (sph) eingenommen. Das obere Schlundganglion liegt endlich hart auf dem neuen Kopfdarm, welcher mit dem Rumpfdarm in Verbindung steht und keine Spur mehr von der Scheidewand zeigt, welche ursprünglich die beiden Kiemengänge von einander trennte.

Bei dem eben abgelösten Kopf dagegen liegt der neue Mund in der unteren Hälfte der freien vorderen Fläche, über ihm liegt der alte Darm oder die Narbe an der Stelle seines früheren Durchtritts. Dicht dahinter und über dem alten Darm liegt das dorsale Schlundganglion; zwischen altem Darm und der sich einsenkenden Mundhöhle der noch sehr kleine vordere Sphincter (Taf. XIII, Fig. 17 sph); die Kiemengänge sind noch durch die senkrechte Scheidewand von einander getrennt, der hintere, sehr breit gewordene Theil des Kopfdarms steht noch nicht mit dem Rumpfdarm in Verbindung. Eine Querschnittsreihe durch einen solchen Kopf, dessen Verbindungsstelle mit dem Afterende eines andern bereits völlig vernarbt war, zeigte die in Taf. XIII, Fig. 1—7 dargestellten Bilder.

Der erste entsprach dem hinteren, den Rumpfdarm gegen den Kopf zu abschliessenden Sphincter; das Darmlumen ist hier sehr klein (vergl. auch Taf. XIII, Fig. 17—19). In Fig. 2 ist der alte Darm auf die Rückseite geschoben und der Beginn der neuen Kopfdarmhöhle bereits angedeutet; vollständig deutlich ist sie in Fig. 3. Hier hat dieselbe eine dreieckige Gestalt angenommen und in der Mitte ihrer dorsalen (cardialen) Wandung liegt der alte Darm (Taf. XIII, Fig. 3). Die vierte Figur zeigt nur unbedeutende Veränderungen; in Fig. 5 hat sich der alte Darm vom neuen Kopfdarm etwas entfernt und in der Fig. 6 ist das dreieckige Lumen des letzteren durch das Kiemengangseptum deutlich in zwei Hälften getrennt (kgh). Weiter nach vorn zu aber (Taf. XIII, Fig. 7) vereinigen sich diese beiden wieder zur Mundhöhle, während sich der alte Darm noch weiter von dem neuen entfernt hat.

Die nun noch während des freien Lebens eintretenden Veränderungen sind sehr einfacher Art, die man leicht an wirklichen, oder selbst an optischen Längsschnitten verfolgen kann. Zunächst wird die Scheidewand resorbirt, welche die beiden Kiemengänge von einander trennte (Taf. XIII, Fig. 18). Es hat sich jetzt also durch Vereinigung der mittleren Mundhöhleneinsenkung mit den beiden Kiemengängen und dieser unter einander und mit der Höhlung des hinteren unpaaren Kopfdarmwulstes die neue, einfache Kopfdarmhöhle gebildet. Aber sie steht auch jetzt noch mit dem Rumpfdarm nicht in Verbindung. Diese tritt erst ein, wenn der alte bei Seite geschobene Verbindungsdarm noch stärker reducirt ist, etwa auf ein Dritttheil seiner ursprünglichen Länge (Taf. XIII, Fig. 19). Eine Zeit lang hängt er dann als vorderer Blindsack am Kopfdarm an, in ähnlicher Lage, wie sie etwa bei manchen rhabdocoelen Turbellarien (Microstomum etc.) vom vorderen Darmzipfel über dem tonnenförmigen Schlund eingenommen wird; schliesslich aber verschwindet auch dieser Blindsack spurlos und gleichzeitig haben alle übrigen Organe, so vor Allem die Sphincteren und das dorsale Schlundganglion ihre volle Grösse und normale Lage erreicht.

§. 10. Die Bedeutung der Beobachtungen für die vergleichende Morphologie der Anneliden.

A. Nais und Chaetogaster. In vielen Puncten ist die Aehnlichkeit in den Entwickelungsvorgängen beider Gattungen so ausgesprochen, dass es überflüssig ist, hier noch einmal auf alle in den vorhergehenden Capiteln besprochene Verhältnisse ausführlich zurückzukommen. Bei Beiden ist die Entstehung der Zooide charakterisirt durch eine symmetrische, aus beiden

Seitenfeldern her nach innen einwuchernde Knospungszone, deren hintere Hälfte, die Kopfzone, sich mit einer älteren Rumpfzone zu einem Zooid vereinigt, während die vordere Hälfte eine jüngere Rumpfzone liefert, deren Vervollständigung zu einem Zooid nur durch Auftreten einer neuen Knospungszone ermöglicht werden kann. Eine Umwandlung eines in der Rumpfzone gebildeten Segmentes in eine Kopfzone oder in ein Kopfsegment ist einfach unmöglich, weil bei beiden Gattungen die Kopfzone durch eine verschieden früh auftretende und gleichfalls aus dem Seitenfelde einwuchernde Sinnesplatte bezeichnet wird, diese aber allen Rumpfsegmenten ausnahmslos fehlt. Das Vorhandensein einer Seitenlinie, welche im Kopfe in die Sinnesplatte übergeht, das späte Auftreten der Muskulatur und ihre Structur, die Entstehung der Borstenbüschel und der Segmentalorgane aus dem Keimstreifen und ihre Insertionsstellen in dem Seitenfelde, die Umwachsung des Schlundes durch den Schlundring und die Sinnesplatte und ihre Vereinigung zum oberen Schlundganglion stimmen in beiden Gattungen vollständig überein.

Wesentlich verschieden scheint dagegen die Entstehungsweise des Bauchmarks bei beiden zu sein, doch lässt sich, wie ich glaube, unschwer auch hier die typische Uebereinstimmung nachweisen.

Die erste Entstehung des Keimstreifens — am freien Afterende, wie in der Knospungszone — geschieht bei beiden Gattungen in gleicher Weise durch Einwucherung zweier Zellplatten aus dem Seitenfelde nach innen zu; es kommt bei Nais aber die höchst wahrscheinlich bei Chaetogaster fehlende Ectodermknospe hinzu, welche eine scheinbar unpaare Anlage bildet und aus der ausschliesslich das centrale Nervensystem hervorgeht. Dort bei Chaetogaster entsteht aus der Verwachsung zweier getrennter Anlagen der Keimstreif, ähnlich wie bei den Hirudineen oder selbst den Knochenfischen; aus den medialen Parthien desselben werden sehr wahrscheinlich die Ganglien, welche in allen ihren drei typischen Abschnitten von vorn herein gegliedert auftreten, gebildet, während die seitlichen Theile sich in die Muskulatur, Segmentalorgane und Borstenbüschel umwandeln. Hier bei Nais dagegen entwickeln sich die medialen Parthien des Keimstreifens nur zu den Spinalganglien, während das centrale Nervensystem, ursprünglich ganz ungegliedert aus der Ectodermknospe entstanden, erst spät in einzelne Knoten zerfällt. Der hierdurch bedingte Unterschied ist — das lässt sich nicht läugnen — recht gross. Dennoch, so glaube ich, ist er nur scheinbar.

Der ganze in der Knospungszone auftretende Keimstreif entsteht aus der äussersten Zelllage, welche durch Umbildung aus den Epidermiszellen zweier benachbarten Segmente hervorgegangen ist und unter Annahme embryonalen Charakters geradezu als Ectoderm zu bezeichnen ist. Es blieb

fraglich, ob die neue Leberzellenlage des Darms, welche ich dem Darmfaserblatt gleichstellen muss, aus diesem Keimstreifen hervorgeht oder nicht; die grössere Wahrscheinlichkeit sprach für die erste Alternative; dass aber alle wesentlichen, hier in Betracht kommenden Theile aus dem Keimstreifen, dieser aber in seiner Totalität aus dem Ectoderm der Zone hervorgehen, leidet keinen Zweifel. Es ist ferner die Entstehung desselben aus zwei gesonderten Hälften erwiesen. Diese spalten sich nach ihrer Vereinigung in verschiedener Weise in die einzelnen, zu den Organen sich umbildenden Glieder; bei Chaetogaster ungemein rasch, langsamer bei Nais. Nun ist es eine allbekannte Thatsache, dass die Zeitfolge im Auftreten der einzelnen Glieder eines Keimblattes durchaus nicht eine strenge ist: die Zeit-Intervalle im Entstehen der einzelnen Theile eines Organsystems können ungemein verschieden und sogar ganz verschoben sein. Beweis: das Urogenitalsystem der Wirbelthiere. Auch bei den hier allein in Betracht kommenden Gattungen lassen sich einzelne, wenngleich nicht sehr scharf ausgesprochene Beispiele auffinden; bei Nais proboscidea tritt die Sinnesplatte ziemlich spät, früher bei N. elinguis, sehr früh bei Chaetogaster diaphanus auf; bei Nais bildet sich der Kiementheil des Schlundes zum Schlundstempel aus, ehe der Mund auftritt, bei Chaetogaster dagegen ist der Mund früher vorhanden, als der neue Kopfdarm vollendet und functionsfähig ist.

Grade so gut nun, wie eine Embryonalschicht — ein Keimblatt — sich in die homologen Organe zu spalten vermag, ohne dass diese der Zeit ihres Auftretens nach immer an dieselbe Reihenfolge und die gleichen Zeitintervalle gebunden zu sein brauchten, ebensogut ist doch auch als möglich anzunehmen, dass einmal die Abtrennung eines bestimmten Theiles, eines Gliedes des Keimblattes früher aufzutreten vermöchte, ehe dies Keimblatt selbst sich mit seinen übrigen Gliedern vollständig vom gemeinsamen Mutterboden gesondert hätte. Dieser ist bei beiden Gattungen das Ectoderm; denn bei Chaetogaster entsteht der aus zwei Hälften verwachsende Keimstreif aus ihm, grade so gut, wie die bei Nais ausserdem noch hinzu kommende Ectodermknospe. Die letztere aber zeigt immer sehr deutlich in der Mittellinie (s. oben pag. 169, 170) eine Trennung in zwei symmetrische Hälften; die beiden Nervenstränge entstehen ferner ursprünglich ganz von einander gesondert (Taf. V, Fig. 4, 5, 6 ns) und auch in der zur Ectodermknospe werdenden Verdickung des Ectoderms ist deutlich eine symmetrische Anlage zu erkennen, denn sie ist zu beiden Seiten der Neuralfurche stärker, als in dieser. Man kann also auch die unpaare Ectodermknospe von Nais ansehen als entstanden aus den medialen Theilen der zwei gänzlich getrennten Keimstreifhälften von Chaetogaster, welche sich noch dem Ectoderm angehörend schon in der Mittellinie ver-

einigten, während bei Chaetogaster die Trennung beider Keimstreifhälften vom Ectoderm früher erfolgt, als die mediane Verschmelzung derselben zum centralen Nervensystem. Damit steht in Einklang, dass bei Nais die beiden Nervenstränge auftreten, wenn die Ectodermknospe noch gar nicht durch die sich einschiebenden Muskelplatten von der Epidermis gesondert ist, und dass sie auf eine lange Strecke (Taf. V, Fig. 4, 5, 6, 8) ganz der Epidermis angehören; während die Zellgruppen, welche sich bei Chaetogaster aus dem Keimstreifen als Bauchmark abgliedern, längst von dem Ectoderm durch die neurale Musculatur geschieden sind, ehe sich in ihnen Nervenstränge angelegt haben.

Die beiden Formen, unter denen die erste Anlage des Bauchmarks bei Nais und Chaetogaster auftritt, lassen sich also doch leicht auf dasselbe Schema zurückführen: das der Entstehung aus einem Keimstreifen, dessen zwei getrennte Hälften aus dem Ectoderm hervorgehen und in der Mittellinie auf der Neuralseite mit einander verwachsen. Bei Chaetogaster tritt die Verwachsung derselben ein, nachdem sie sich mit allen zugehörigen Theilen vom Ectoderm getrennt haben, bei Nais tritt die Scheidung in einzelne Glieder und die dadurch bedingte Absonderung des Keimstreifens von der Anlage des centralen Nervensystems früher auf, als die Abgrenzung des letzteren vom Ectoderm; es ist damit natürlich eine Verspätung im Auftreten der Ectodermknospe d. i. des centralen Nervensystems verbunden.

Das so gewonnene Resultat scheint mir nicht unwichtig für die Auffassung der Keimblättertheorie zu sein. Man will gewöhnlich ohne Weiteres die drei Keimblätter — oder meinetwegen auch vier — durch die ganze Thierreihe hindurch verfolgen, der Zeit und Art ihres Entstehens, wie ihrer Umbildung in einzelne Glieder (Organe) nach. Was aber würde man im vorliegenden Falle als Mesoderm und was als Ectoderm zu bezeichnen haben? Bei Nais liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, wie bei Wirbelthieren; die beiden in den ersten Tafeln gelblich gehaltenen Zellgruppen entsprechen der Anlage, wie der späteren Umbildung nach zweifellos dem Mesoderm, da aus ihnen die Ursegmente, Muskelplatten etc. hervorgehen; die mittlere Ectodermknospe schliesst sich ihrer Entstehung nach ganz und gar an das centrale Nervensystem der Knochenfische an, sie entsteht als ungegliederte Anlage direct aus dem Ectoderm. Bei Chaetogaster würde man hiernach wohl geneigt sein, die beiden Hälften des Keimstreifens, wie bei Nais, als Mesoderm aufzufassen; aber es ist nach den oben gegebenen Beobachtungen mehr als wahrscheinlich, dass aus ihnen nicht blos die Spinalganglien, sondern auch das centrale Ganglion d. h. also das centrale Nervensystem entsteht. Dieses letztere würde also bei dieser Gattung nicht aus dem Ecto-

derm, sondern aus dem Mesoderm hervorgehen. Versucht man aber, diese beiden Entwickelungsweisen des Nervensystems mit einander zu versöhnen, — was in der That leicht auf Grund von Beobachtungsthatsachen gelingt —, so gelangt man andererseits zu dem Resultat, dass die Keimblättertheorie in ihrer Schroffheit keine Geltung beanspruchen kann. Das heisst, die Annahme — eine Reminiscenz an eine hoffentlich bald verschwundene Periode —, es müssten die Keimblätter auch bei den niederen Thieren genau in derselben Weise entstehen und sich ausbilden, wie bei den höheren, ist eben so falsch, wie die längst aufgegebene, doch aber immer noch nachklingende Ansicht, es müssten bei den niederen Thieren dieselben Organe, wie bei den höheren, ihrem Bau und ihrer Function nach aufzufinden sein. Wir haben uns jetzt längst daran gewöhnt, die höher ausgebildeten Organe als Umbildungen einfacherer anzusehen; wir bemühen uns, in diesen die Theile nachzuweisen, welche durch ihre besondere und einseitige Ausbildung zur Auseinanderlegung der in jenen einfacheren Organen enthaltenen Möglichkeiten geführt haben. Warum wollen wir dies Princip nicht auch auf die Keimblätter übertragen, diese selbst im Anfang als etwas Flüssiges, Variables ansehen, das erst in den höher entwickelten Thiergruppen die scharfe Fassung erhalten hat, die wir bei diesen zu erkennen glauben? Damit ist natürlich die Keimblättertheorie als solche nicht aufgegeben, sondern nur modificirt, oder vielmehr auf ihren richtigen Werth eingeschränkt: auf den eines heuristischen Princips, nicht aber eines subjectiven Dogmas. Von diesem letzteren aus betrachtet — mag man nun die Lehre von den vier oder drei ursprünglichen Keimblättern annehmen —, bleiben die mitgetheilten Thatsachen aus der Entwickelungsgeschichte von Nais und Chaetogaster unverständlich. Fasst man aber die Keimblätter selbst als etwas Gewordenes und desshalb im ersten Anfang Flüssiges, Variables auf — wie ich es thue —, so ist das Verständniss für jene Thatsachen gewonnen, zugleich aber auch, wie wir bald sehen werden, die Anknüpfung des Entwickelungstypus der Anneliden an den der Vertebraten einer- und der Nemertinen, ja vielleicht selbst der Turbellarien andrerseits ermöglicht.

Auch der Kopfdarm bildet sich in beiden Gattungen in recht verschiedener Weise. Sie betrifft indessen eigentlich nur die Verschiedenheit in der Umbildung einer ursprünglich ganz gleichartigen Anlage. Wir hatten oben gesehen, dass bei Nais, wie bei Chaetogaster, zwei dicke Zellbalken aus dem noch mit dem Ectoderm in Verbindung stehenden Keimstreifen an die Neuralseite des Darmes herantreten. Ich hatte dieselben die Kiemengangwülste genannt. Während diese nun bei Chaetogaster lange Zeit mit dem Ectoderm in Verbindung bleiben, sich aushöhlen und sogar mit Kiemenspalten neben dem neuen Munde (Taf. XI, Fig. 7; Taf. XII,

Fig. 5 ksp) ausmünden, sondern sie sich bei Nais ungemein früh vom Keimstreifen, also auch vom Ectoderm, und legen sich als zwei breite solide Zellgruppen an den Darm. Von da an freilich tritt ein vollständiger Gegensatz hervor. Bei Chaetogaster verwachsen sie zwischen Bauchmark und Darm mit dem unpaaren Zellwulst, der zum Theil gewiss aus einer Wucherung der Zellen des Darmes hervorgeht; jener, wie die beiden Kiemengangwülste, höhlen sich aus, ihre Höhlungen verschmelzen untereinander, wie mit dem später sich einsenkenden Munde, zum neuen Kopfdarm, während der alte dadurch nach oben geschoben und bald gänzlich resorbirt wird. Der Kopfdarm von Chaetogaster repräsentirt somit im Grunde nur den Kiementheil und die Mundhöhle; von einem mit diesen vereinigten Darmtheil kann man höchstens in Bezug auf den hintersten Abschnitt des Kopfdarms sprechen, wo der unpaare Darmzellwulst sich mit den beiden Kiemengangwülsten vereinigt hat.

Bei Nais dagegen schieben sich diese letzteren, nachdem sie ihre ursprüngliche Verbindung mit dem Ectoderm aufgegeben haben, nicht zwischen Nervensystem und Darm ein, sondern seitlich um diesen herum auf die Cardialseite über; haben sie sich hier vereinigt, so treten auch wieder zwischen ihnen und dem dorsalen Darmtheil zwei Höhlen — den Kiemengängen von Chaetogaster vergleichbar — auf, welche sich bald in der dorsalen Mittellinie untereinander und dann auch durch Ruptur der dorsalen Darmwandung mit der Höhlung des Darmes vereinigen. So bildet sich eine Schlundkopfshöhle, welche zwei Abtheilungen erkennen lässt; die dorsale oder cardiale ist der Kiementheil, entstanden aus der Vereinigung der beiden seitlichen Kiemengangwülste, die neurale oder ventrale ist der Darmtheil, gebildet durch Verlängerung des alten Darmes und Resorption seiner dorsalen Wandung (s. Taf. XV, Fig. 27 k). Mit dem Nachweis der typischen Uebereinstimmung des Kopfdarms bei Chaetogaster und Nais, trotz des später sich ausbildenden schroffen Gegensatzes, ist denn auch die anfänglich bei Nais scheinbar ganz unberechtigt gebrauchte Bezeichnung der zwei seitlichen Zellwülste als „Kiemengangwülste“ zur Genüge gerechtfertigt.

B. Nais, Chaetogaster und die übrigen Anneliden. Nais und Chaetogaster repräsentiren, wie man gesehen hat, zwei ziemlich weit von einander abstehende Extreme der Bildungsweise des Kopfes und Rumpfes; innerhalb der durch sie bezeichneten Grenzen lassen sich fast alle übrigen Anneliden unterbringen, etwa nur mit Ausnahme der Kopfkiemer und der Hirudineen. Für diese beiden Gruppen sind erneute entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen durchaus nothwendig; aber auch für die polychaeten Ringelwürmer wäre es sehr wünschenswerth, wenn wenigstens mehrere Familien derselben genau und auf Grund embryologischer That-

sachen mit den Oligochaeten verglichen werden würden. Einstweilen ist ohne diese nothwendige Grundlage eine vergleichende Morphologie der Anneliden nicht durchzuführen; die nun folgenden Bemerkungen wollen nur als eine Vorbereitung dazu angesehen sein.

Aus dem, was früher über die Structur des Nervensystems der Anneliden (pag. 143—151) mitgetheilt worden ist, wird die Uebereinstimmung im Bau des Bauchmarks ohne Weiteres ersichtlich sein; überall finden sich die zwei Spinalganglienreihen und das centrale Nervensystem; das letztere ist bald in Form eines continuirlichen Zellenstranges vorhanden, bald in einzelne Ganglien getrennt, deren zwei seitliche Hälften sogar im Strickleiternervensystem beständig getrennt bleiben. Wo die Ursprünge der seitlich abtretenden Nerven untersucht worden sind (Hirudo, Terebella etc.), zeigen sie eine Zusammensetzung aus zwei Wurzeln, genau wie bei Wirbelthieren.

Es lässt sich hiernach annehmen, dass auch bei den übrigen Anneliden das Nervensystem in ähnlicher Weise aus dem Ectoderm entsteht, wie bei Nais und Chaetogaster; und zwar scheinen sich nach den vorliegenden Beobachtungen die Hirudineen an Chaetogaster, die Oligochaeten aber an Nais anzuschliessen. Nach eigenen Untersuchungen kann ich für Nephelis die Angaben Rathke's bestätigen, dass die Ganglien entstehen durch Sonderung der medialen Parthien des Keimstreifens; eine mittlere, von diesem unabhängige Ectodermverdickung tritt bei dieser Gattung so wenig, wie bei Chaetogaster ein. Die vorhin schon citirten Angaben Giard's über Salmacina machen es dagegen wahrscheinlich, dass bei dieser Gattung wieder der Naidentypus der Entstehung des Nervensystems eintritt.

Auch in Bezug auf die Sinnesplatte oder den mit ihr fast identischen Kopfkeimstreifen besteht völlige Uebereinstimmung zwischen Nais, Chaetogaster und den Hirudineen. Man wird sich erinnern, dass ich oben bereits darauf hinwies, es enthalte sowohl bei Chaetogaster, wie bei Nais die Sinnesplatte nicht blos nervöse Elemente, sondern auch Muskel- und vielleicht selbst Drüsenzellen. Jene Benennung ist also nur insofern gerechtfertigt, als durch sie die hervorstechendste Rolle bezeichnet wird, welche der symmetrischen, aus dem Seitenfelde des Kopfes erfolgenden Ectodermeinsenkung zuertheilt ist; und als Sinnesplatte im strengsten Sinne des Wortes wäre eigentlich nur die von Nais barbata zu bezeichnen, während sie bei Chaetogaster mit den andern Theilen des Kopfkeimstreifens anfänglich sehr innig verbunden ist. Noch schärfer tritt dies bei den Hirudineen hervor. In Bezug auf Nephelis muss ich nämlich im Gegensatz zu Rathke unbedingt Leuckart Recht geben; es entsteht hier der obere Theil des Schlundringes und das dorsale Schlundganglion (zum Theil?) aus der Vereinigung zweier

in Halbkreisbögen den Schlund des Embryos umspannenden Einsenkungen aus dem Ectoderm (s. Taf. XV, Fig. 21, 22 ks'). Diese repräsentiren indessen nicht, wie es nach Rathke und Leuckart scheinen könnte, ausschliesslich nervöse Theile, sondern es sind echte Kopfkeimstreifen, von deren Bildungszellmasse nur ein Theil zum Nervensystem wird, während ein anderer Theil sich in die übrigen Organe des Kopfes, vor Allem in die mit dem Schlunde sich verbindenden Organe umwandelt. Den näheren Vorgang dieser Umbildung der zwei symmetrischen Kopfkeimstreifen in die Glieder des Kopfes zu schildern, ist hier nicht der Ort; da es mir nur darauf ankam, zu constatiren, dass das von Rathke gesehene erste Bildungsstadium des oberen Theiles des Schlundringes — ein im Halbbogen auf dem Schlunde liegender Gürtel — in der That entstanden ist durch Verwachsung zweier seitlicher Zellstränge. Von einer dorsalen Medullarplatte kann also auch hier bei Nephelis so wenig, wie bei Hirudo nach Leuckart die Rede sein.

Es setzt sich also auch im Embryo der Hirudineen genau, wie in den Knospen der Naiden etc. das Nervensystem zusammen aus zwei symmetrischen Hälften im Rumpfe, wie im Kopfe; die zwei Sinnesplatten des letzteren scheinen immer getrennt von einander aufzutreten, die beiden Hälften des Rumpfnervensystems treten oft schon in Verbindung, ehe noch ihre Abtrennung vom Ectoderm erfolgt ist (Nais, vielleicht auch Salmacina und Clepsine), in andern Fällen (Chaetogaster, Nephelis) treten sie anfänglich auch getrennt auf. Beide Abschnitte des Nervensystems und ferner auch die bei den Oligochaeten, wie es scheint, am Deutlichsten ausgebildete Seitenlinie sind also Ectodermbildungen, gerade so, wie centrales Nervensystem, Seitennerven (und vielleicht selbst die Spinalganglien) der Wirbelthiere und die Bauchganglienkette und Schlundganglion der Gliederfüssler aus dem Ectoderm entstehen. Aber während bei diesen beiden Thierclassen die Sonderung aller nervösen Theile vom Ectoderm ausnahmslos eine vollständige wird — soweit wir wissen! —, ist für die Anneliden nachgewiesen (pag. 144—148), dass die Trennung ihres Nervensystems von der Epidermis nur selten eben so weit geht. Es bleibt vielmehr bei der grössten Zahl der bisher hierauf untersuchten Arten eine mehr oder minder weitgehende, auch bei geschlechtsreifen Zooiden vorkommende Verbindung mit der Epidermis bestehen. Dabei ist vor Allem wichtig, dass diese Verbindungsweise ungemein wechselnd und bei den nächstverwandten Gattungen, ja selbst Arten (Terebella), sehr verschieden sein kann. Mitunter vereinigen sich Ganglienkette und Epidermis nur am Afterende (Psammoryctes, Nais, Terebella), mitunter liegt der ganze Schlundring zwischen Epidermis und Musculatur (Terebella sp. pag. 145); bei Capitella capitata

(p. 148) gehört der Bauchstrang des Kopfes der Leibeshöhle an, während die Längscomissuren des Rumpfbauchstranges ganz in der Epidermis liegen; bei Maldane sp. (p. 147) endlich findet sich das ganze Nervensystem sowohl des Rumpfes, wie des Kopfes zwischen Musculatur und Epidermis, von dieser kaum gesondert. Durch diese ungemein grosse Variabilität in der Abtrennungsweise des Nervensystems von seinem Mutterboden, dem Ectoderm, ist also wiederum ein embryonaler Charakter der Anneliden bezeichnet, zugleich aber auch der Beweis geliefert, dass das Festhalten embryonaler Formen oder Bildungsstadien nicht blos an den Zooiden selbst, sondern auch an ihren einzelnen Organen zu beobachten ist.

Das Strickleiternervensystem bildet bekanntlich eine recht eigenthümliche Abweichung von dem durch die einfache Bauchganglienkette bezeichneten Typus; oder vielmehr, es repräsentirt diese den ausgebildeten Zustand, jenes aber den embryonalen. Das hat schon Leydig mit Recht hervorgehoben. Nur ist es im Grunde nicht ein blosses Festhalten, sondern vielmehr ein Ausbilden des embryonalen Typus; denn die beiden ursprünglich getrennten Hälften des centralen Ganglions stehen bei den Serpuliden am Hinterende — wo bei jungen Thieren der Zuwachs der Rumpfsegmente erfolgt — näher beisammen, als vorne, sie müssen sich also auch bei der allmäligen Grössenzunahme der Segmente mehr und mehr von einander entfernt haben. Jeder Ganglienknoten einer Serpula enthält ein ganzes Spinalganglion und ein halbes centrales: ein Resultat, welches auch schon durch die Untersuchung der Structur der Bauchknoten ohne Weiteres zu gewinnen war. Von einem typischen Gegensatz zwischen dieser Form des Bauchmarks und dem der einfachen Ganglienkette kann also auch nicht mehr die Rede sein. Noch weniger darf das Nervensystem von Malacobdella als ein den Typus störendes angesehen werden; denn es ist erstlich — wie ich oben schon gezeigt habe (pag. 141) — dieser Parasit eine ganz echte Nemertine mit Saugnapf, und es ist zweitens die Schilderung Blanchards in Bezug auf die Knoten der beiden seitlichen Nerven völlig falsch. Es reiht sich vielmehr Malacobdella durch das Vorhandensein eines den Rüssel umgebenden Schlundringes und den gleichmässigen, nie unterbrochenen Ganglienzellenbelag der beiden Seitennerven den echten Nemertinen ganz ungezwungen an.

Bei allen borstentragenden Anneliden ohne Ausnahme ist die Musculatur nach demselben Typus gebaut. Die neurale, wie die cardiale Muskelplatte fehlen nie und sie bestehen immer aus je zwei symmetrischen Hälften (Taf. XIV, Fig. 31); diese können in der neuralen, wie cardialen Mittellinie vereinigt (Nais, Chaetogaster, Lumbricus, Arenicola etc.), oder in der einen oder beiden mehr oder minder weit getrennt sein (die meisten Poly-

chaeten). Dann legt sich häufig das Bauchmark mitten zwischen die beiden neuralen Muskelplattenhälften. Die lateralen Muskel des Seitenfeldes, sowie die sagittalen sind dagegen ungemein variabel; beide können namentlich im Bereich der Fussstummel in zahlreiche, einzelne Muskelgruppen aufgelöst sein. Ganz abweichend dagegen erscheint auf den ersten Blick die Muskulatur der Blutegel. Bei diesen ist keine Spur eines Seitenfeldes, noch auch der neuralen und cardialen Medianlinien zu erkennen; die Längsmuskelgruppen bilden eine continuirliche, den ganzen Körper umhüllende Schicht ohne jegliche Unterbrechung. Die Entwicklungsgeschichte lässt indessen auch hier den Annelidentypus [1]) erkennen. Nach eigenen, in diesem Sommer angestellten Beobachtungen an Clepsine und Nephelis kann ich aufs Bestimmteste versichern, dass hier — wie bei Nais und Chaetogaster — die Muskelplatte zuerst an der Seitenlinie auftritt und nun gleichfalls nach der einen Seite um den Darm herum auf die Cardialseite, nach der andern um das Nervensystem herum auf die Neuralseite rückt. Es ist also auch hier bei der abweichendsten Familie der Anneliden der bigeminale Typus in der Entwicklung der Muskulatur des Embryos nachgewiesen; wir sind somit auch bei der sonstigen Uebereinstimmung im Bau der Muskulatur der Oligochaeten und Polychaeten berechtigt, anzunehmen, dass auch bei diesen die Anlage der Muskulatur nach dem bigeminalen Typus erfolge.

Der Kopfdarm der Anneliden bietet für die Vergleichung grössere Schwierigkeiten, als die bisher betrachteten Organe. Dies liegt zum Theil an der ausserordentlich grossen Mannichfaltigkeit seines Baues, theils auch an dem fast vollständigen Mangel aller Angaben über seine Entstehungsweise. Abgesehen von den oben ausführlich geschilderten Beobachtungen

---

[1]) Es muss hier überhaupt darauf hingewiesen werden, dass die Hirudineen ganz echte Anneliden sind und in keiner Weise als ungegliederte Plattwürmer oder diesen überhaupt nahe stehende Formen aufgefasst werden dürfen. Es genügt vollständig, einmal einen Embryo einer Clepsine oder Nephelis neben den eines Lumbricus zu legen, um dies zu erkennen; bei beiden sind die typischen Embryonaltheile, die bauchständige Ganglienkette, die seitlichen Muskelplatten, die Höhlen der Ursegmente, Dissepimente, Segmentalorgane in vollständig gleicher Weise vorhanden. Die später hervortretende Verschiedenheit entspringt ausschliesslich aus der verschiedenartigen Umbildung der ganz gleichen Anlage; hier bei den Oligochaeten gehen die Ursegmenthöhlen in die weite Leibeshöhle über, dort werden sie fast völlig ausgefüllt — nur bei Clepsine bleiben sie in Form contractiler Gefässstämme bestehen —: Muskulatur, Dissepimente und Segmentalorgane bilden sich ebenfalls in verschiedener Weise bei beiden Gruppen um. Die Aehnlichkeit des Genitalapparates der Hirudineen mit dem der Trematoden ist eine ganz oberflächliche, ebenso die des Darmcanals. Jene sind eben gegliedert in ihren beiden Hauptabtheilungen des Körpers, diese aber nicht.

von Nais und Chaetogaster liegen meines Wissens nur zwei Andeutungen ganz vager Natur hierüber vor. Leuckart [1]) sagt in seinem Parasitenwerke, es entstehe der Schlundkopf von Hirudo durch eine secundäre Einsenkung vom Ectoderm her; ob er damit eine unpaare oder paarige bezeichnen wollte, ist nicht ersichtlich. Metschnikoff [2]) giebt zweitens von Mitraria an, es bilde sich hinter dem primitiven Mund eine zweite Einsenkung, aus welcher die spätere Zunge werden solle; aber er sagt auch nicht ausdrücklich, dass diese Einsenkung eine unpaare sei — obgleich er sie so zeichnet — und er theilt uns zweitens gar nicht mit, was für einen Theil des Kopfdarms er hier bei den Anneliden als „Zunge“ bezeichnet. Wahrscheinlich ist es allerdings, dass er damit den sogenannten Schlundkopf gemeint habe. Sollte sich nun heraustellen, dass Metschnikoff die paarige Einsenkung übersehen habe, so würde auch bei Mitraria der Schlundkopf durch Verwachsung zweier Kiemengänge mit dem alten Darmtheil entstehen. Bei Nephelis finde ich keine Spur einer mittleren unpaaren Einsenkung, welche sich mit dem primitiven Kopfdarm verbände; wohl aber scheint es mir, als ob auch hier der doppelte Kopfkeimstreif Theile abgäbe, welche später mit dem Schlunde zum eigentlichen Kopfdarm verwachsen. Leider fehlte mir bis jetzt die Zeit, um diesen Punkt vollständig aufzuklären. Sollte sich aber die eben aufgestellte Hypothese bewahrheiten, so wäre damit für die Hirudineen und eine Polychaetengattung der Nachweis geliefert, dass der definitive Kopfdarm, wie bei Nais und Chaetogaster, zusammengesetzt wird aus einem eigentlichen Darmtheil und einem aus den Kiemengängen entstandenen Kiementheil.

Auch eine Vergleichung der Structur des ausgebildeten Kopfdarms der Anneliden führt zu keinem sicheren Ergebniss, da es unmöglich ist, ohne Untersuchung der Entwicklungsweise hier zu einer richtigen Vergleichung zu kommen. Die sogenannte vergleichend-anatomische Methode kann hier gar nicht zum Ziele führen, weil aus der Structur und gegenseitigen Lagerung der Theile nicht mit Sicherheit die Homologieen zu erschliessen sind. Der Kopfdarm von Chaetogaster besteht nach meinen Untersuchungen zum grössten Theil aus dem Kiemenabschnitt; der mittlere, zwischen den beiden Sphincteren liegende und im Querschnitt dreieckige Schlundtheil entbehrt des eigentlichen Darmtheils vollständig (Taf. XV, Fig. 28). Anfänglich glaubte ich nun, nach der Structur des ihm sehr ähnlichen Rüssels der

---

[1]) Leuckart, Menschliche Parasiten I, p. 692. „(Der Pharynx) ist wahrscheinlicher Weise durch Abspaltung aus der schon oben erwähnten Verdickung entstanden, die sich lippenförmig im Umkreis der Mundöffnung entwickelt hatte.“

[2]) Metschnikoff, Ueber die Metamorphose einiger Seethiere. Z. f. w. Z. Bd. 21, 1871, p. 237, Taf. XVIII, Fig. 7—9 ce.

Clepsinen, annehmen zu dürfen, dass auch dieser den Kiementheil repräsentire und wohl auch bei ihnen der aus dem primären Entoderm hervorgehende Darmtheil theilweise verschwunden sei. Die Untersuchung der Entwicklung von Clepsine hat diese Vermuthung nicht bestätigt; es entsteht vielmehr der Rüssel direct durch die Umwandlung des primären Kopfdarms der Larve; allerdings scheinen sich mit diesem noch symmetrische Anlagen aus dem Kopfkeimstreifen, die dann den Kiemenganggwülsten von Chaetogaster und Nais zu vergleichen wären, zu verbinden.

Andrerseits erinnert der Querschnitt vom Kopfdarm z. B. einer Nereis, Eunice, Polynoe etc. sehr an den des Schlundkopfes von Nais (Taf. XV, Fig. 2, 27, 31), sodass man geneigt sein könnte, ohne Weiteres die cardiale Hälfte desselben als Kiementheil, die neurale als Darmtheil zu bezeichnen. Bedenkt man indessen, dass bei Chaetogaster die Kiemenganganlage sich auf der Neuralseite dem Darm anlegt, nicht auf der Cardialseite, wie bei Nais, so wird man wieder schwankend, um so mehr, als es Anneliden giebt, bei welchen der muskulöse Schlundkopf oder Kiefersack (Ehlers), obgleich er in seiner Structur mit dem von Nais und Lumbricus übereinstimmt, nicht auf der Cardial-, sondern auf der Neuralseite liegt, also zwischen Darm und Bauchmark (s. Taf. XV, Fig. 31 von Lumbriconereis und Taf. XV, Fig. 2 von Eunice Harrassii, copirt nach Ehlers, Borstenwürmer).

Es giebt im Grunde nur ein einziges vergleichend-anatomisches Kriterium, welches vielleicht bei hinreichend vollständiger Durcharbeitung des ganz unbearbeiteten Materials zu einem Resultat führen könnte; es ist dies der von Leydig [1]) als vagus, von allen andern Zoologen aber als Kopfsympathicus der Anneliden bezeichnete Schlundnerv. Dieser kommt bei den Arten mit entwickeltem Schlundkopf und Zweitheilung des Kopfdarmlumens immer vor; er greift nie oder nur mit kleinen Aesten auf den Rumpfdarm über und er besteht immer aus symmetrisch liegenden doppelten Seitensträngen, die sich hinten meist zu einem zweiten Nervenring verbinden, ferner aus eingelagerten Ganglien und verbindendem Schlundgeflecht. Seine beiden Hauptstämme lösen sich oft in vier, selbst in sechs der Länge nach verlaufende Nerven auf; und diese liegen dann sehr häufig (Polynoe, Nephthys etc.) nicht in der Darmmuskulatur, sondern zwischen dieser und dem Darmepithel, ja nicht selten sogar ganz in diesem. In solchem Falle sind die ihm zugehörigen Ganglienzellen fast gar nicht von den eigentlichen Darmepithelzellen zu unterscheiden. Die Hauptstämme des vagus liegen nun immer (bei Nais, Chaetogaster, Nereis, Polynoe etc.) zwischen den zwei

[1]) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers.

Abtheilungen des Darmes, aber sie scheinen doch eigentlich dem Kiementheil des Kopfdarms anzugehören. Dieser vagus fehlt nun nach Quatrefages Angaben, die ich nach eigenen Untersuchungen vollständig bestätigen kann, allen Kopfkiemern; zugleich aber entbehren sie auch der Zweitheilung des Kopfdarms. Diese Thatsache wirft die Frage auf, ob denn nicht vielleicht der Kiemenbüschel der Serpuliden dem Kiementheil des Schlundkopfes anderer Anneliden entspreche.

Denkt man sich, um diese Frage zu beantworten, den Rüssel einer Polynoe oder einer Nephthys zur Mundöffnung vorgestülpt, und zugleich in einzelne Büschel gespalten, so würde er gerade so am Kopfe stehen, wie der Kiemenbüschel einer Sabella; der vagus ihres Schlundkopfes würde ferner ebenso angebracht sein, wie der Kiemennerv des Kiemenbüschels bei diesem Kopfkiemer. Denkt man sich umgekehrt diesen letzteren in den Schlund zurückgezogen — wie das z. B. thatsächlich geschieht bei dem von Claparède genau untersuchten Stylarioides monilifer[1]) (s. Taf. XV, Fig. 30) —, so nähme er mit seinen Nerven genau dieselbe Lage ein, wie der Rüssel einer Polynoe sie im Ruhezustande besitzt. Es ist hierdurch allerdings noch nicht der Beweis geliefert, dass wirklich der Kiemenbüschel der Sabellen als der ausgestülpte Kiementheil des Kopfdarmes der übrigen Anneliden anzusehen, ihr Kiemennerv aber dem vagus der letzteren gleichzustellen sei; erst die Bildungsweise könnte schlagende Gründe für diese Annahme an die Hand geben. Aber ein hohes Maass von Wahrscheinlichkeit für ihre Richtigkeit ist durch die eben bezeichneten Thatsachen gegeben; und dieses Maass erhöht sich durch die jetzt noch kurz zu beschreibende eigenthümliche Structur des Kopfes aller Sabelliden.

Man weiss aus Kölliker's und Claparède's Darstellungen, dass die Kiemenbüschel der Sabelliden getragen werden von Knorpelsträngen, welche sich im Kopfe allmälig vereinigen und schliesslich mit einer tief in ihm liegenden Knorpelplatte endigen. Dort, wo diese in die Knorpelstrahlen übergeht (s. Taf. XV, Fig. 1), treten zwischen den letzteren verschieden grosse, den Kopfumfang einnehmende Hohlräume auf, welche sich zuerst auf der Cardialseite nahe der Mittellinie nach aussen hin öffnen. Das Epithel dieser Hohlräume, welche nach vorn direct in die Spalten oder Furchen zwischen den Kiemenstrahlen übergehen, wimpert stark. Mit ihnen verbindet sich ein System von gleichfalls wimpernden, bald mehr, bald minder stark verästelten spaltförmigen Canälen (Taf. XV, Fig. 1 kg.), welche sich jederseits in jeder Kopfhälfte zu einem ganz gegen den Schlund zustrebenden Canal vereinigen; dieser letztere ist geradezu ein Abschnitt des Kopf-

---

[1]) Copirt nach Claparède, Annélides Sédentaires Pl. X, Fig. 8.

darmes, welcher sich auf der Neuralseite nach aussen im Munde öffnet. Der Mund liegt also auch bei dieser Annelidengattung an seiner normalen Stelle, an der Neuralseite; der Schlund theilt sich in zwei Kiemengänge, diese wieder in zahlreiche Nebenkiemengänge; die letzteren setzen sich an die peripherischen Kiemensäcke und diese wieder öffnen sich zuerst an der Cardialseite in echten Kiemenspalten; der ganze Apparat endlich ist gestützt durch einen stark entwickelten knorpeligen Kiemenkorb. Reducirt man den so complicirten Apparat auf sein einfachstes Schema, so würde dies ungefähr mit dem vorhin geschilderten Bildungsstadium des Kopfes von Chaetogaster übereinstimmen, in welchem die beiden Kiemengänge mit seitlichen Kiemenspalten neben dem neuen Munde ausmünden — abgesehen natürlich von der neuralen Lage der letzteren und dem Mangel von Knorpelstützen. Dass diese bei Chaetogaster fehlen, kann nicht Wunder nehmen, da das Stadium ein vorübergehendes ist; und die Lage der Kiemenspalten hier an der Neuralseite, dort bei Sabella an der Cardialseite ist auch nicht von Belang, da sie dort, wie hier entschieden dem Seitenfelde angehören und dem entsprechend mit ihm und den sich darin entwickelnden Organen ihre Lage mannichfach wechseln können. Viel wichtiger scheint mir ein Punkt der Uebereinstimmung zu sein: die beiden Kiemengänge, welche bei Sabella im Kopfbüschel liegen, bei Chaetogaster den neuen Kopfdarm, bei Nais die dorsale Hälfte des Schlundkopfes hervorbringen, gehören dem vor dem dorsalen Schlundganglion liegenden Kopftheil an. Diese typische Uebereinstimmung im Verein mit den oben hervorgehobenen Thatsachen des Verhältnisses zwischen vagus und Kiementheil des Darmes einerseits, Kiemennerv und Kiemenbüschel der Kopfkiemer andrerseits, lässt es fast als gewiss erscheinen, dass der Kopfkiemenbüschel der Serpuliden nur ein metamorphosirter, zum Kopf hervorgestülpter Annelidenschlundkopf sei. Diese Annahme würde das sonst schwer begreifliche Fehlen des vagus bei den Kopfkiemern völlig verständlich machen.

Es lassen sich also mit mehr oder minder grosser Sicherheit die Structurverhältnisse im Kopf und Rumpf aller, selbst der abweichendsten Anneliden in befriedigender Weise auf das, durch Nais und Chaetogaster in zweien seiner Extreme bezeichnete Schema zurückführen und die an den Knospen der Naiden festgestellten Vorgänge liessen sich zum Theil in ganz übereinstimmender Weise auch bei den Embryonen — soweit solche überhaupt genau genug untersucht worden sind — nachweisen. Es gilt dies namentlich für die Muskulatur, deren Entstehungsweise in der abweichendsten Annelidengruppe, bei den Hirudineen, nach meinen Beobachtungen sich aufs Engste an die der Naidenmuskel anschliesst, sodass auch für diese Gruppe der bigeminale Entwicklungstypus (Baer) festgestellt worden ist.

Aber auch das in den Knospungsvorgängen so sehr hervorstechende allgemeinste Verhältniss des Gegensatzes von Kopf und Rumpf lässt sich, trotzdem die Untersuchungen nie hierauf besonders gerichtet waren, doch schon an einer nicht unbedeutenden Zahl von Arten mit völliger Sicherheit als ein embryonaler Vorgang [1]) nachweisen.

Am Bestimmtesten lauten die Angaben von M. Edwards [2]), die schon von Minor citirt werden. Er sagt, dass bei Terebella nebulosa zuerst die Körpersegmente auftreten, und dass, wenn die junge Larve bereits 38—40 Körperfusspaare entwickelt hat, nun erst sich die kiementragenden Kopfglieder zwischen das Stirnsegment und das erste, älteste Körperglied einschieben. Es geht ferner aus seiner Schilderung der Entwickelung von Protula elegans [3]) hervor, dass sich auch bei dieser Art die Segmente, welche am Halstheil des ausgewachsenen Thieres die blattförmigen Anhänge tragen, zwischen das alte Stirnsegment und das älteste Rumpfsegment einschieben. Endlich macht er ausdrücklich darauf aufmerksam, dass eine morphologische Vergleichung der Körpersegmente der Gliederthiere immer Rücksicht nehmen müsse auf die Thatsache, dass sich neue Glieder zwischen Thorax und Abdomen, oder zwischen Kopf und Rumpf einschieben können. Die blosse Zählung der hintereinander liegenden Segmente bei ausgebildeten Thieren gestattet also noch keine Entscheidung über die wirklich vorhandenen Homologieen.

Dies sind die einzigen mir bekannten, einigermassen ausführlichen Beobachtungen. Daneben giebt es eine Anzahl beiläufig gemachter Bemerkungen, die ich hier ausführlich angeben will. Pagenstecher [4]) sagt von Spirorbis, dass der Kopftheil sich später absetze, als der Rumpftheil; dem entsprechend ist auch das erste völlig ausgebildete Segment ein durch eine Sichelborste ausgezeichnetes Rumpfsegment, und das erste Kopfborstenbüschel tritt erst auf, wenn sich am Rumpf bereits drei borstentragende und wohl mindestens ebensoviele Ursegmente ausgebildet haben. Leider

---

[1]) Ich brauche dieses Wort trotz des emphatischen Protestes von Seiten Boll's Er hat ganz recht, zu sagen, dass in sehr vielen Fällen den Histologen nur ein fertiger Zustand, nicht aber ein Entwickelungsvorgang, ein Process, zur Beobachtung komme. Nichts desto weniger hat man das Recht, von der Feststellung eines Vorganges durch Beobachtung einzelner fertiger Zustände zu sprechen, wofern man diese nur der Natur des Vorganges entsprechend aneinander zu reihen vermag. In diesem Sinne, glaube ich, ist überhaupt immer die Anwendung des Wortes „Vorgang“ gemacht worden. s. Boll, Das Princip des Wachsthums, 1876, pag. 3.

[2]) M. Edwards, Ann. d. Sc. Nat. 3. Ser. T. III.

[3]) M. Edwards, l. c. p. 174, 175.

[4]) Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere aus Cette. Z. f. w. Z. Bd. 12, 1863, p. 437, T. XXXIX.

giebt uns Pagenstecher gar keine Beobachtungen über die dabei im Keimstreifen eintretenden Vorgänge. Nach A. Agassiz [1]) hat die Larve von Phyllodoce maculata bereits acht Rumpfsegmente, ehe die Kopfsegmente entstehen; auch bei Terebella fulgida hat er ein spätes Einschieben neuer Kopfsegmente beobachtet. Nach Kölliker [2]) liegen bei der Larve von Exogone cirrata noch unverbrauchte Dottertheile im Kopf, während der Rumpf schon vier deutlich abgesetzte Segmente besitzt. Auch die Angaben von Claparède [3]) über Leucodore ciliata, Protula Dysteri und Terebella conchilega, von Carpenter und Claparède [4]) über Tomopteris, von Claparède und Panceri [5]) über Alciope, von Ray Lankester [6]) über Anneliden und Giard [7]) über Salmacina lassen kaum einen Zweifel darüber zu, dass auch bei diesen Arten sich neue Kopfglieder zwischen das älteste Rumpfsegment und das vorderste Kopfsegment einschieben und zwar nach dem Gesetz der Annelidensegmentirung so, dass das jüngste hinterste Kopfglied an das älteste, vorderste Rumpfglied anstösst. Ganz das Gleiche gilt nach eigenen Untersuchungen auch für die Hirudineen. Schon Rathke hat darauf hingewiesen, dass der Schlundring und das vorderste Bauchganglion anfänglich gleichmässig dick und ungetheilt sind, aber später — wenn längst die Ausbildung der Rumpfsegmente vollendet ist — in mehrere Abtheilungen zerfallen. Nun ist aber das, was Rathke Schlundring nennt, im Grunde nur ein Kopfkeimstreifen, der sich gliedert und dann erst in den eigentlich nervösen Schlundring und in die umgebenden Theile (Muskel, Drüsen etc.) zerfällt, sodass die nach Rathke scheinbar nur dem Kopfmark zukommende Theilung in Wahrheit eine Segmentirung des Kopfkeimstreifens ist. Diese aber tritt erst auf, wenn längst die Ausbildung der Ursegmente im Rumpftheil vollendet ist.

Leider wissen wir nun weder etwas Genaueres über die histologischen Vorgänge bei der Entstehung dieser neu sich einschiebenden Segmente, noch auch überhaupt etwas von der Bildungsweise des Kopfendes der marinen, durch Knospung sich vermehrenden Anneliden. Nach den wenig zahlreichen

---

[1]) A. Agassiz, On the young Stages of a few Annelids. Ann. Lyc. N. Hist New-York Vol. VIII. 1866.

[2]) Kölliker im Nachwort zu Koch, Entwickelungsgeschichte von Eunice, p. 30.

[3]) Claparède, Normandie, p. 31, 63, 69.

[4]) Carpenter und Claparède, Linnean Transactions, 1860, Vol. XXIII.

[5]) Claparède und Panceri, Memorie d. Soc Italiana di Science Naturali (Nota. sopra un Alciopide Parassito della Cydippe densa) 1867, Vol. III.

[6]) Ray Lankester, A Contribution to the knowledge of the lower Annelids. Trans. Linn. Soc. 1867, Vol. XXVI, p. 638 Anmerk.

[7]) Giard, Note sur le Développement de la Salmacina Dysteri. C. R, 1876, 24. Januar.

Abbildungen solcher Knospungsstadien aber ist mit einiger Sicherheit zu schliessen, dass dabei eine Neubildung des Kopfes aus einer Knospungszone in ähnlicher Weise erfolgt, wie ich sie für die Naiden nachgewiesen habe; und wir könnten daher auch mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass auch bei ihnen ein neuer Kopfkeimstreifen auftritt, welcher sich im Kopftheil des Zooids ebenso ausbildet und gliedert, wie ich das von Naiden beschrieben habe. Natürlich ist das nur eine Vermuthung. Sollte sie sich aber bestätigen — wie ich überzeugt bin —, so wäre auch für die knospenden Meeresanneliden nachgewiesen, dass Kopftheil und Rumpftheil eines Zooids durch zwei verschiedene Keimanlagen entstehen und secundär mit einander verwachsen, indem das jüngste Kopfglied sich an das älteste Rumpfglied anlegt.

Da nun bei allen Anneliden [1]) die Entwickelung durch einen echten Keimstreif erfolgt, und bei einigen die Einschiebung neuer Segmente zwischen dem ersten Segmente im Rumpftheil des Keimstreifens und dem Kopfglied der ersten ungegliederten Larve nachgewiesen (Terebella, p. 144), bei anderen sehr wahrscheinlich ist; und da der Keimstreif der geschlechtslosen Naide dieselbe Gliederung und Umbildung aufweist, wie bei den aus dem Ei entstehenden Larven: so können wir jetzt schon mit ziemlieh hohem Grade von Wahrscheinlichkeit den Schluss ziehen, dass überhaupt der Gegensatz eines Kopfes und Rumpfes bei den Anneliden typisch sei und dass dieser Gegensatz vor Allem darin sich ausdrücke, dass bei der Vereinigung von Kopf und Rumpf das jüngste Kopfglied mit dem ältesten Rnmpfgliede verwachse.

Natürlich verlangt dies Resultat sorgfältige Prüfung an zahlreichen und verschiedenen Formen; denn wenn es mit Sicherheit die Geltung soll beanspruchen können, die es meiner Meinung nach besitzt, so muss der hier scharf hervorgehobene Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf auch bei den abweichendsten Annelidenformen nachgewiesen werden können. Für die Naiden, Terebella, Spirorbis und Protula ist dieser Gegensatz von mir und Anderen festgestellt; für die sonst so abweichenden Hirudineen habe ich ihn (s. oben pag. 255) aufgefunden. Es ist damit eine Eigenthümlichkeit aller Anneliden aufgedeckt, welche sicherlich von grösster Bedeutung für die morphologische Vergleichung sein wird. Denn es handelt sich nun darum, nicht blos den Vorgang als solchen nachzuweisen, sondern auch die Segmentzahl festzustellen, welche dem Kopf und dem Rumpfe bei den Anneliden zukämen. Die blosse Zählung nemlich der Reihenfolge nach würde,

---

[1]) Claparède und Metschnikoff, Entwickelung einiger Chätopoden. Z. f. w. Z. Bd. 19, p. 165, 166, 167.

wie schon M. Edwards hervorhebt, nicht genügen zu einer Homologisirung der einzelnen Segmente bei den verschiedenen Anneliden. Die Zahl der Rumpfsegmente scheint nun bei diesen Thieren ganz ausserordentlich variabel zu sein; die Menge der Kopfsegmente ist aber immer eine sehr geringe und schwankt daher auch zwischen engeren Grenzen. Bei den echten Naiden (Nais, Stylaria, Dero) scheint ihre Zahl meistens vier, mitunter sechs zu betragen; bei manchen tubicolen Anneliden ist sie sicherlich grösser, wenn man nach dem Aussehen der vorderen Segmente des ausgebildeten Thieres urtheilen darf. Nicht selten kommt aber auch wieder eine sehr bedeutende Reduction vor; Chaetogaster hat nur ein Kopfglied, wenn wir es blos nach der Anwesenheit der Kopfborstenbüschel bestimmen wollen; doch scheint die Gliederung des Bauchmarks anzudeuten, dass der grosse sogenannte Rüssel durch Verschmelzung aus mehreren Segmenten entstanden sei.

Einstweilen ist nun eine Feststellung der Grenzen, innerhalb welcher die Zahl der Kopfsegmente bei den Anneliden überhaupt schwankt, und eine Beantwortung der Frage, ob sie vielleicht selbst — wie zweifellos die des Rumpfes — bei den Zooiden einer und derselben Art variabel sein könne, aus Mangel an Beobachtungsthatsachen nicht zu geben. Soviel indessen lässt sich aus den hier mitgetheilten Beobachtungen, sowie aus der Verschiedenartigkeit der Segmentbildung der verschiedenen Körperabschnitte bei manchen Anneliden schon folgern, dass die Zahl der Kopfsegmente hier bei den Ringelwürmern eine bedeutend grössere sein kann, als bei den meisten Wirbelthieren und allen Gliederthieren. Wichtig ist — und auch ganz allgemein verwerthbar — vor Allem das eine Resultat, dass selbst bei Arten derselben Gattung, z. B. bei Nais, die Kopfsegmentzahl unbestimmt ist; neben Arten mit 4 Gliedern giebt es deren auch mit sechs, ja selbst vielleicht nur mit 2 Gliedern (N. longiseta). Es folgt daraus, dass für die Anneliden eine Normalzahl der Kopfsegmente nicht aufgestellt werden kann.

Es ist endlich noch kurz der Segmentalorgane, Genitalien und Leibeshöhle zu gedenken. Die letztere ist bei allen echten Anneliden leicht nachzuweisen; bei den Hirudineen soll sie übergegangen sein in die Gefässe. Dies ist streng genommen nicht richtig. Bauch und Rückengefässe, also Aorta und Herz, entstehen nach eigenen Untersuchungen selbständig, wie bei allen Anneliden, und sie liegen beim jungen Embryo innerhalb einer ursprünglich sehr weiten Leibeshöhle, mit welcher die Ursegmenthöhlen in Verbindung stehen. Allmälig wird diese ausgefüllt durch zelliges Bindegewebe und Muskeln; sie bilden um die medianen Gefässe verschieden weite Hohlräume und seitlich die bekannten contractlichen Seitengefässe. Im

Grunde existirt also kein Unterschied in dieser Beziehung zwischen Hirudineen und den übrigen Anneliden.

Auch die Segmentalorgane sind bei den Hirudineen ebensogut vorhanden, wie bei den Borstenwürmern; nur erleiden sie dort andere und schwerer verständliche Veränderungen in Folge der Umbildung der sie einschliessenden Kammern der Leibeshöhle. Es wird z. B. gesagt, die Wimpertrichter der Segmentalorgane lägen bei Nephelis in sackförmigen Anschwellungen der Blutgefässe. Das ist morphologisch gewiss nicht richtig; denn diese Anhänge stehen mit den Seitengefässen in Verbindung, und sind wie diese entstanden durch eine Umbildung der eigentlichen Leibeshöhle; der Segmentaltrichter sieht also auch genau, wie bei den Polychaeten oder Oligochaeten in die Leibeshöhle hinein. Ein Unterschied besteht allerdings, insofern nemlich bei den Borstenwürmern das Blutgefässsystem gänzlich abgeschlossen ist von der Leibeshöhle, bei Clepsine aber — und wohl auch bei Nephelis — mit dieser in Verbindung steht, sodass wirklich aus dem Herzen kommendes Blut direct in die Leibeshöhle übertreten kann.

Die Geschlechtsorgane zeigen, wie alle übrigen Theile, eine grosse Mannichfaltigkeit; sie entwickeln sich bald in besonderen Organen (Oligochaeten, Blutegel), bald aus dem Peritonalepithel heraus; mitunter finden sie sich nur in den Fussstummeln (Tomopteris), in der vorderen Hälfte des Körpers oder der hinteren, oder in allen Segmenten; bald entstehen sie aus dem die Gefässe überziehenden Epithel, bald nur in der Neural- oder Cardialseite; im ersteren Falle bilden sich häufig besondere Organe (Sabelliden) aus, welche in Form von echten Genitalfalten dicht neben dem Nervensystem von der neuralen Borstenfurche her in die Leibeshöhle hineinhängen. Bei den Naiden und Lumbriciden ist die Entwickelung der Keimdrüsen immer auf die Neuralseite einiger weniger Segmente beschränkt, welche theils dem Kopfe, theils dem Rumpfe angehören; sie stehen dann hart am Bauchmark, nach aussen von ihnen aber finden sich die Segmentalorgane oder deren Gänge; sodass man oft Durchschnitte erhält, in welchen diese zu den Keimfalten genau so liegen, wie bei den Wirbelthieren die Urnierengänge.

Die nun beendete Vergleichung der Anneliden und ihrer Entwicklungsvorgänge mit denen der Knospen von Nais und Chaetogaster hat gezeigt, dass der, durch diese letzteren festgestellte Typus sehr wohl benutzt werden kann, um bis in Einzelheiten hinein die Homologie der Organe der Anneliden aufzudecken; und es liess sich durch die Angaben über einzelne Punkte aus der Entwicklungsgeschichte der Hirudineen und Borstenwürmer gleichfalls erweisen, dass diese in keiner Weise den durch die Untersuchung der Knospung gelieferten Resultaten widerspricht. Auf diese Punkte der

nachgewiesenen Uebereinstimmung nun noch einmal hinzudeuten, ist überflüssig. Dagegen muss ein ganz allgemeines und für die später vorzunehmende Vergleichung sehr wichtiges Resultat kurz besprochen werden.

Wenn wir nemlich die Bildungsweise und die Structur der einzelnen Organe der Anneliden der Reihe nach miteinander vergleichen, so fällt auf, dass in allen ohne Ausnahme eine grosse Labilität der Verhältnisse herrscht, trotz des Festhaltens am Typus. Es giebt Anneliden mit und ohne Knospung; der Keimstreifen, welcher im Embryo oder in der Knospe neu angelegt wird, wird mitunter vollständig ausgebildet (Chaetogaster, Hirudineen), ehe sich die Sonderung in einzelne Glieder vollzieht, mitunter trennt sich von ihm die mediale Parthie d. h. also die Anlage des centralen Nervensystems, ehe die Abtrennung vom Ectoderm erfolgt ist (Nais); die embryonale Verbindung des Nervensystems mit dem zur Epidermis werdenden Ectoderm bleibt bei den meisten Anneliden in mehr oder minder entschiedener Weise bestehen und die Art derselben ist im höchsten Grade mannichfaltig; die Geschlechtsorgane sind gleichfalls in Anlage und Bau ungemein wandelbar; die Segmentalorgane können bald in allen Segmenten (Lumbricinen) vorkommen, bald in allen bis auf eines fehlen (Audouinia, Cirratulus, Polyophthalmus), oder in der mannichfaltigsten Weise, so namentlich im Kopfe, metamorphosirt werden; Gefässsystem, Athmungsorgane, Musculatur, Borstenbüschel, kurz, alle Organe werden in identischer Weise angelegt, ihr Typus bleibt immer erkennbar, aber die Art der Ausführung ist eine ausserordentlich verschiedene. Vergleicht man damit die grosse Constanz, wie sie z. B. in den höher als die Anneliden stehenden Wirbelthieren und Arthropoden fast überall auch im Speciellen eintritt, so lassen sich wohl die Anneliden im Allgemeinen als eine embryonale Gruppe bezeichnen, deren ausserordentlich weitgehende Flüssigkeit der Charaktere die Möglichkeit der Auseinanderlegung in verschiedene Richtungen ebenso andeutet, wie z. B. im Embryo eines Wirbelthieres Charaktere neben einander gefunden werden, welche in vollkommener Sonderung und Ausbildung in den Thieren verschiedener Ordnungen vorkommen. Damit steht endlich auch noch die weitere Thatsache in Einklang, dass bei allen Anneliden — soweit wir wissen — die Anlage des gegliederten, aus Kopf und Rumpf bestehenden Zooids in einem ungegliederten, aber durch primitive Larvenorgane (Mund und Darm, Augenflecken und Ganglion, Muskel, Excretionsorgane, selbst Borstenbüschel, Leibeshöhle) deutlich als Zooid gekennzeichneten Wesen erfolgt, während bei den Wirbelthieren das Stadium der fressenden Keimblase vollständig aufgegeben worden ist, bei den Arthropoden aber neben dem der ruhenden persistirt (Nauplius etc.). Die Abkürzung der Entwickelung, welche allemal in den primitivsten Embryonalstadien zuerst eintritt,

hat also bei den Wirbelthieren die embryonalen Larvenorgane des primitiven Zooids (der Keimblase) vollständig unterdrückt, bei den Arthropoden weniger stark; nur bei den Anneliden sind sie vollständig entwickelt und es lässt sich sogar, wie man weiss, bei ihnen schon in der ungegliederten erst spät den Keimstreif des Rumpfes und Kopfes entwickelnden Larve, ein auch in einzelnen Organen scharf ausgesprochener Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf erkennen. Am klarsten tritt derselbe an den mit einem Augenganglion versehenen Larven mancher Meeresanneliden hervor.

IV. Abschnitt. Die allgemeine Bedeutung der Beobachtungen.

Es handelt sich in diesem Capitel darum, diejenigen Aehnlichkeiten zwischen Anneliden, Vertebraten und Arthropoden festzustellen, welche jetzt schon eine Homologisirung erlauben. In einem andern Paragraphen sollen dann die etwa dagegen sprechenden exotherischen Argumente discutirt werden. Um nicht in der Fülle des hier verwerthbaren Materials zu erliegen, wird es nöthig sein, eine Gliederung desselben in einzelne Abschnitte eintreten zu lassen; ich schreite dabei von allgemeineren zu specielleren Verhältnissen vor.

§. 11. Die evolutio bigemina der Wirbelthiere.

Baer stellt bekanntlich die doppelt-symmetrische (evolutio bigemina) Entwickelung der Wirbelthiere der einfach-symmetrischen (evolutio gemina) der Gliederthiere (Anneliden und Arthropoden) scharf gegenüber. Der so in beiden Thiergruppen vorhandene Unterschied soll keine Aufhebung erlauben; der Typus der Wirbelthiere ist daher demjenigen der Gliederthiere schroff entgegengestellt. Von einer Vereinigung beider will er auch in seinem jüngsten Werke nichts wissen.

Bei der evolutio bigemina findet sich eine Axe — die chorda —, von welcher aus die Rückenplatten sich um das Nervenrohr, die Bauchplatten um den Darm herum als Rohr krümmen. Bei der entgegengesetzten evolutio gemina fehlt die innere Axe, ein Bauchkeimstreif krümmt sich nur um den Darm herum, das zweite Rohr der Muskel-Rückenplatten fehlt gänzlich. Auch die Lagerung zum Erdboden ist verschieden; hierauf gehe ich nicht weiter ein, da ich im ersten Abschnitt mich darüber geäussert habe.

Durch die oben ausführlich geschilderte Entstehungsweise der verschiedenen Schichten und Glieder in der Knospungszone der Naiden glaube ich nun aber bewiesen zu haben, dass, trotz Baer's Annahme, die evolutio bigemina auch für die Anneliden charakteristisch ist. Die wenig systematische, nie auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung der Entwickelungs-

verhältnisse der Gliederthiere erklärt es, dass dieser ganz willkürlich behauptete Gegensatz sich so fest hat einnisten können, wie es thatsächlich der Fall gewesen ist. Ein grosser Theil unserer modernen vergleichenden Morphologie beruht auf ihm.

Am natürlich auswachsenden Afterende der Nais erzeugt sich zunächst ein neural gelegener Keimstreif und zwar in Form eines aus dem Ectoderm entstehenden symmetrischen Mesodermblattes und einem in der Mittellinie liegenden Zellstrang, den ich als Chorda bezeichnet habe. Dicht am After scheinen alle drei Theile sogar eine einzige ungetheilte Anlage zu bilden, welche man ohne Weiteres mit dem bei Wirbelthieren gebräuchlichen Namen als Axenplatte bezeichnen könnte (s. Taf. V, Fig. 1—3).

Die aus der Mitte derselben hervorgehende, zwischen der Neuralverdickung des Ectoderms und dem Darm — genau wie bei den Wirbelthieren — liegende chorda bestimmt eine Horizontalebene, welche das Ectoderm jederseits in einer Linie trifft, von welcher aus sich die eine Muskelplatte nach der Neuralseite, die andere nach der Cardialseite hin entwickelt. Das animale (Muskel-) Rohr der einen Seite (Rückenplatten) schliesst sich von beiden Seiten her um das sich einsenkende Nervensystem, das der andern (Bauchplatten) um den Darm, genau wie bei den Wirbelthieren. Damit aber ist die evolutio bigemina auch für die Anneliden nachgewiesen.

Es thut dabei nichts zur Sache, dass bei den Naiden die Muskelplatten dünn, bei den Wirbelthieren dick sind; auch bei Meeresanneliden kommen sie oft in recht starker Entwickelung vor (Nereis, Sabella, Serpula etc.). Ueber die Entstehung der Muskel bei den letzteren wissen wir allerdings nichts; aber aus der grossen Uebereinstimmung in ihrer Structur mit denen der Naiden lässt sich auch die gleiche Entwickelungsweise folgern. Die vier seitlich symmetrischen Muskelplatten (die neuralen und cardialen) kommen allen echten Anneliden zu, trotz mannichfaltigster Varianten; wandelbar dagegen im höchsten Grade sind die lateralen Längsmuskel, die äussere und innere Ringmusculatur, sowie die Sagittalmuskel. In den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen über Entwickelung der Anneliden findet sich immer nur die ganz vage, nichts beweisende Angabe, es entstünde die Musculatur aus den seitlichen Theilen des Keimstreifens.

Man könnte ferner einwenden, es sei der in der Axe liegende Zellstrang nicht der chorda zu vergleichen, da er gar keine Aehnlichkeit in Structur und Umbildung mit derjenigen der Wirbelthiere zeige. Auf die Discussion dieses Einwurfes habe ich erst später einzugehen; hier kann ich denselben ruhig bei Seite legen. Denn es ist für den Nachweis einer, auch bei Anneliden eintretenden evolutio bigemina vollständig gleichgültig, ob

der in der Axe liegende Zellstrang diese oder jene Structur habe oder Umwandlung erleide. Die Thatsache seiner Existenz wird nach den ausführlichen Beobachtungen, die ich über ihn mitgetheilt habe, Niemand bestreiten wollen, seine Bedeutung auch nicht; ebensowenig wird man leugnen können, dass durch ihn eine Horizontalebene bezeichnet sei, von welcher aus sich das eine Muskelrohr um das centrale Nervensystem, das andere um den Darm herumlegt.

Man könnte drittens geneigt sein, die Ausbildung eines echten Rückenmarkrohrs durch Schluss der Rückenwülste als ausschlaggebend anzusehen; denn es kommt ein solches — soweit wir wissen — unter den hier verglichenen Thieren nur den Wirbelthieren zu. Nach den jetzt vorliegenden Beobachtungen lässt sich dies Argument indessen leicht widerlegen.

Es ist nämlich, wie ich bereits früher hervorgehoben habe, die Entstehung des Keimstreifens bei Anneliden und Knochenfischen völlig identisch. In beiden Thiergruppen ist eine mediane Neuralfurche vorhanden; aber sie verstreicht in beiden wieder und wird nie (soweit wir wissen!) zum Hohlraum des Rückenmarkrohrs. Diese Neuralfurche ist so gut in den Kowalewsky'schen Durchschnittsbildern der Embryonen von Lumbricus und Euaxes, in den Knospungszonen und am auswachsenden freien Afterende der Naiden zu erkennen (s. Taf. V, Fig. 1—4; Taf. VII, Fig. 1, 2, 3), wie bei den Knochenfischen nach verschiedenen Autoren vorhanden. Es schliessen sich also weder bei den Knochenfischen, noch bei den Anneliden die beiden die primäre Neuralfurche begrenzenden Keimwülste zum Nervenrohr zusammen, wie das bei den höheren Wirbelthieren geschieht. Auch die weitere Umbildung des Keimstreifens ist, wie wir gleich sehen werden, in beiden Thierclassen wenigstens anfänglich gleich. Man darf somit die Rohrnatur des embryonalen Nervensystems der Wirbelthiere nicht mehr als ausschliesslich typisch ansehen; auch scheint Baer geneigt zu sein, hierauf kein sonderliches Gewicht mehr zu legen. Giebt man dies zu, so fällt auch der einzige Unterschied weg, welcher zwischen Anneliden und Wirbelthieren zu bestehen scheint; denn nun krümmt sich das neurale Muskelrohr bei beiden in durchaus gleichartiger Weise um die Anlage des centralen Nervensystems herum.

Man würde endlich hier, wie überhaupt, einwenden können, dass die an Knospen gewonnenen Resultate nichts bewiesen, da der Vorgang bei den Embryonen ja ein ganz verschiedener sein könne. Ich muss nun allerdings aufs Entschiedenste bestreiten, dass eine *typische* Verschiedenheit in der Entstehungsweise irgend eines Organes derselben Species möglich sei, je nachdem es sich im Embryo oder in einer Knospe bildete. Es ist unmöglich, dass z. B. der Keimstreif das eine Mal ganz aus dem Ectoderm,

das andere Mal aus dem Entoderm entstehe, das dorsale Schlundganglion das eine Mal aus einer unpaaren dorsalen Medullarplatte, oder im andern Falle durch Verwachsung zweier Sinnesplatten mit dem vom Bauch herkommenden Schlundring. Ich habe mir indessen auf die Entstehung der Muskulatur die abweichendste Annelidengruppe, die der Hirudineen, genau angesehen (s. pag. 249), und ich kann versichern, dass auch hier das Muskelrohr ein doppeltes ist, und dass die Muskelplatten in zwei seitlichen Feldern entstehen, von denen aus sie als neurales Muskelrohr um das Nervensystem herumwachsen und dies dadurch vom Ectoderm trennen, nach der anderen Seite als cardiale Muskelplatten um den Darm. Der bigeminale Entwickelungstypus tritt also auch bei den Embryonen der Anneliden ein; seine allgemeine Gültigkeit kann ferner auf Grund des gleichartigen Typus im Bau der Muskulatur aller Anneliden angenommen werden.

Ich nehme es also als ausgemacht an, dass die beiden Rohre einander in beiden Classen der Wirbelthiere und Anneliden entsprechen, obgleich ihre Lagerung zum Erdboden meistens eine diametral entgegengesetzte ist. Man thut daher gut, die nur für die Wirbelthiere brauchbaren Bezeichnungen Rückenplatten und Bauchplatten ganz fallen zu lassen, und sie durch die passenderen „Neuralplatten und Cardialplatten" zu ersetzen; diese sind rein morphologisch, da sie nur das gegenseitige Lagerungsverhältniss der Glieder des Körpers, nicht aber des letzteren Richtung zum Erdboden in Betracht ziehen.

Es fragt sich nun, ob wir auch bei den Gliederfüsslern eine evolutio bigemina nachweisen können. Leider ist dies einstweilen nicht der Fall. Ich selbst habe bis jetzt weder Zeit noch Gelegenheit dazu gehabt; in der doch so reichhaltigen entwickelungsgeschichtlichen Literatur habe ich mich aber völlig vergebens nach Beobachtungen umgesehen, die sich in dieser Richtung verwerthen liessen. Aber die sparsamen Aeusserungen über erste Entstehung und Wachsthum der Muskulatur sind ebensowenig geeignet, die hypothetische Annahme, dass auch bei den Arthropoden ein doppeltes Muskelrohr entstehe, zurückzuweisen: es bleibt eben in Bezug auf diesen Punkt eigentlich noch Alles zu thun übrig. Das Einzige, was mit Sicherheit aus den vorhandenen Angaben zu folgern sein dürfte, ist die Entstehung der Muskelplatten aus den seitlichen Theilen des Keimstreifens. Nichts desto weniger glaube ich aus vergleichend morphologischen Gründen annehmen zu dürfen, dass auch die Arthropoden bei sorgfältiger Untersuchung denselben Typus der Entwickelung werden erkennen lassen; denn es lässt sich ihre Längsmuskulatur, sowie das System ihrer Sagittalmuskeln

ungezwungen auf das der typischen Anneliden zurückführen. Weiter auf diesen Punkt hier einzugehen, erscheint mir überflüssig.

Entstehung der Axenplatte, ihr Zerfall in zwei Mesodermplatten und chorda und die evolutio bigemina sind also für Anneliden (Naiden) wie Wirbelthiere nachgewiesen; die Arthropoden müssen hierauf abermals untersucht werden. Es wird sich dann, wie ich überzeugt bin, auch für diese die Uebereinstimmung mit den beiden andern Gliederthierclassen herausstellen.

§. 12. Der Keimstreif bei den drei gegliederten Thierclassen und seine Gliederung.

Es herrscht in Bezug auf das, was wir bei Gliederthieren Keimstreif zu nennen haben, nicht geringe Verwirrung; das heisst die Angabe, dieser oder jener Theil entstehe aus dem Keimstreifen, lässt sich meist gar nicht verstehen und verwerthen, da es oft unentschieden bleibt, ob dieselben aus dem Ectoderm oder dem Mesoderm hervorgehen.

Mir scheint es kaum zweckmässig zu sein, als Keimstreifen die Embryonalanlage nach ihrer Gliederung in Ursegmente mit allen ihren Theilen zu bezeichnen. Denn er zeigt an den verschiedenen Stellen verschiedene Grade der Ausbildung, sodass ein einziger Durchschnitt nie zur vollen Aufklärung über seine Structur genügt. Dort, wo hart am After der Nais eine einfache, aber symmetrische Axenplatte gebildet ist, giebt der Querschnitt des Keimstreifens ein anderes Bild (Taf. V, Fig. 1, 2), als weiter vorn, wo die vollständige Sonderung in zwei Mesodermplatten und in den axialen Chordastrang bereits eingetreten ist; wieder anders ist das Durchschnittsbild gleich davor, wo die mediane Ectodermknospe sich gegen den Darm hin vorzuschieben beginnt. Noch mannichfaltiger gestalten sich die Verhältnisse, wenn man auch den schon segmentirten Theil der Embryonalanlage mit zum Keimstreifen rechnet; denn es geht, wie die oben geschilderten Beobachtungen lehren, die Umbildung in die einzelnen Glieder (Organe) so rasch vor sich, dass nie die Betrachtung des Oberflächenbildes des Keimstreifens oder ein einzelner Durchschnitt allein, sondern nur eine vollständige Durchschnittsreihe Aufschluss geben kann über die Veränderungen, welche an ihm von hinten nach vorn zu fortschreitend zu beobachten sind. Auf der häufigen Nichtbeachtung dieses Verhältnisses beruhen eine grosse Menge der Irrthümer, welche sich allmälig in recht anständiger Fülle angehäuft haben.

Ich benutze daher das Wort Keimstreif auch nicht mehr, um eine histologische Einheit (ein Glied), sondern höchstens, um damit den

allgemeinsten Charakter der primitivsten Embryonalanlage aller gegliederten Thiere zu bezeichnen. Es tritt dieselbe — wie wohl nicht erst weiter durch besondere Anführungen belegt zu werden braucht — in Form einer mehr oder minder langgestreckten symmetrischen Verdickung (Axenplatte) des äusseren Blattes auf, welche sehr bald in das eigentliche Mesoderm und Ectoderm und die chorda und dann in die Ursegmente zerfällt. Bei vielen Wirbelthieren ist diese symmetrische Embryonalanlage durch eine mehr oder minder weite Furche (Primitivrinne) in zwei symmetrische Hälften getheilt, welche aber ihrer Längsausdehnung nach immer nur dem Rumpftheil des Embryos zu entsprechen scheint. Vor dieser Primitivrinne, welche immer bald verstreicht, bildet sich bei den höheren Wirbelthieren die sogenannte Rückenfurche aus, die, allmälig auch auf den Rumpftheil übergreifend, sich später zum Rückenmarksrohr schliesst. Es ist schon von Anderen hervorgehoben worden, dass eine solche Rückenfurche bei Knochenfischen nicht existirt und dass die, auch hier in der Embryonalanlage vorkommende Mittelfurche nicht der eigentlichen Rückenfurche, sondern vielmehr der Primitivrinne entspricht, da sie wie diese verstreicht.

Eine echte Rückenfurche scheint (immer abgesehen von Amphioxus und den Ascidien) eben nur den Wirbelthieren zuzukommen. Da nun die zweite Furche, die Primitivrinne, mitunter neben jener existirt, dann aber immer früher auftritt, so lässt sich die letztere als die p r i m ä r e, jene als s e c u n d ä r e N e u r a l f u r c h e bezeichnen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, das diese sich aus jener heraus entwickelt — was ja nicht der Fall ist —, sondern nur dass sie zeitlich nach ihr entsteht. Die Bezeichnung Neuralfurche selbst aber ist nöthig, weil sich zeigen lässt, dass homologe Theile auch bei Gliederfüsslern und Anneliden vorkommen, die bisher ausschliesslich bei Wirbelthieren angewandten Namen aber sich nicht ohne Unzukömmlichkeiten auf die Wirbellosen übertragen lassen.

Eine secundäre Neuralfurche fehlt nun, soviel wir wissen, den echten Anneliden und Arthropoden; es wird also auch hier nie die äusserste Lage der Ectodermzellen in das Innere des Nervenrohrs hereingezogen, wie bei Wirbelthieren. Dagegen ist die bei vielen Wirbellosen nachgewiesene mittlere äussere Furche des Keimstreifens der primären Neuralfurche (=Primitivrinne) zu vergleichen, da sie wie diese bald wieder verstreicht, und da zugleich damit das äussere Ectodermblatt glatt über die Anlage des centralen Nervensystems hinwegzieht, wie bei Knochenfischen.

Ich selbst habe, wie oben gezeigt, bei Nais überall am ungegliederten Keimstreifen des Rumpfes diese Neuralfurche beobachtet; allerdings nicht bei Chaetogaster. Dies mag vielleicht an den eigenthümlichen Verhältnissen

des Wachsthums dieses Wurmes liegen, sodass ich das Fehlen der Furche nicht mit Sicherheit behaupten könnte. Ist sie vorhanden, so ist sie sicherlich ganz ungemein kurz. Aber selbst wenn sie hier fehlen sollte, so würde dies noch kein Argument gegen die obige Gleichstellung sein; denn beide Neuralfurchen sind als Andeutungen einer ursprünglichen Trennung des Keimstreifens in seine zwei symmetrischen Hälften aufzufassen. Unter den Wirbelthieren ist bei den Knochenfischen diese Trennung am Schwanzwulst thatsächlich vorhanden, hier verwachsen nach His die beiden Randwülste (s. Taf. XIV, Fig. 1—4) in der Mittellinie zum Keimstreifen. Ganz das gleiche Verhalten bietet das Schwanzende von Chaetogaster unter der Annahme der Richtigkeit der oben gelieferten Darstellung, da auch hier die Bildung des neuen Keimstreifens durch Wucherung von den zwei Seitenfeldern her geschieht; und es beruht das (immer noch etwas problematische) Fehlen einer primären Neuralfurche wohl sicher nur auf der ungemein raschen Ausbildung der einzelnen Glieder, welche es zu so ausgeprägten Zwischenstufen, wie sie bei Nais erkannt wurden, nicht kommen lässt.

Es liesse sich hier mit Recht der Einwand erheben, dass die Neuralfurche einer Wurm-Knospe nicht ohne Weiteres mit der eines Wirbelthier-Embryos gleichgestellt werden könne. Gerechtfertigt wird indessen diese Gleichstellung durch die Thatsache, dass auch bei Embryonen von Anneliden solche primäre Neuralfurchen vorkommen. Es geht dies unwiderleglich aus Kowalewsky's [1]) Beobachtungen an Euaxes und Lumbricus hervor; auch Giard [2]) beschreibt bei Salmacina eine solche.

Bei den Arthropoden indessen scheint dies nach Zaddach [3]) anders zu sein. Er parallelisirt, wie ich, den Keimstreifen der Arthropoden mit dem der Wirbelthiere; aber er findet eine Längsfurche nicht an seiner äusseren, sondern an seiner inneren, dem Darm zugekehrten Fläche. Er schliesst — merkwürdig genug —, dass trotz der von ihm behaupteten Identität des Bauchmarks der Gliederthiere mit dem Rückenmark der Wirbelthiere, dass die innere Seite des ersteren auch der Rückenseite der letzteren entspreche, also bei ihnen mit Bär eine Identität des Bauches und Rückens, gegen Bär aber eine Gleichheit der Nervensysteme beider Thierclassen anzunehmen sei. Es beruht diese Schlussfolgerung auf der Annahme, dass eine Mittelfurche am Keimstreifen immer nur an derselben, morphologisch identischen Seite auftreten könne; das wäre aber ein erst zu beweisender Satz. Es ist jetzt übrigens überflüssig, denselben zu kritisiren; denn es

[1]) Kowalewsky, Arthropoden und Würmer; Taf. X, Fig. 27, 28, 30, 33 etc.

[2]) Giard, Note sur l'embryogénie de la Salmacina Dysteri. C. R. 17. Jan. 1875.

[3]) Zaddach, Untersuchungen über die Entwickelung und den Bau der Gliederthiere, 1854.

ist von verschiedenen Zoologen eine, auf der Aussenseite des Keimstreifens liegende neurale Furche beschrieben und abgebildet worden. Ich verweise in dieser Beziehung nur auf Kowalewsky's Abbildungen zur Entwickelung von Hydrophilus [1]), auf die von Bobretzky [2]) über Oniscus etc. etc.

Die primären Verhältnisse des schon vorhandenen Keimstreifens sind also bei den drei gegliederten Thierclassen gleich. Es fragt sich indessen, ob die erste Entstehung, sowie die weitere Umbildung desselben auch überall gleich seien; beides muss der Fall sein, wenn überhaupt von einer morphologischen Identificirung der einzelnen Glieder der Keimblätter bei ihnen die Rede sein soll.

Die erste Umwandlung der Axenplatte der Wirbelthiere erfolgt durch Auswachsen ihrer zwei Ränder (nach Kölliker und Hensen) zwischen dem Entoderm und dem Ectoderm von der Neuralseite zur Cardialseite, und durch Trennung der in der Axe gelegenen Chorda dorsalis von den hart anstossenden zwei symmetrischen Hälften des Mesoderms. Diese Spaltung beginnt zuerst vorn am Rumpfende und schreitet in dem Maasse, wie hinten an der Schwanzknospe neues Bildungsmaterial dem Keimstreifen hinzugefügt wird, weiter nach hinten fort. Ganz ebenso tritt auch am Vorderende des Rumpftheils des Keimstreifens das erste Ursegment (Urwirbel) auf, und die Zahl derselben vermehrt sich in der Richtung von vorn nach hinten. Auf den letzten jüngsten Urwirbel folgt immer, so lange der Embryo noch in Segmentneubildung (Metamerenbildung) begriffen ist, ein ungegliederter Abschnitt des Keimstreifens vor der eigentlichen Schwanzknospe.

Genau die gleichen Verhältnisse treten bei Anneliden auf. Die Axenplatte — bisher erst von mir am freien Afterende der ungeschlechtlichen Naiden gesehen (s. Taf. V, Fig. 1, 2) — ist allerdings sehr kurz, aber doch vorhanden; sie löst sich noch vor Auftreten der medialen Ectodermverdickung in die zwei seitlichen Mesodermplatten und den axial gelagerten Chordazellenstrang auf (s. Taf. V, Fig. 3, 4). Auch bei Embryonen kommen nach Kowalewsky dieselben Theile vor; er sagt ausdrücklich, dass er geneigt sei, den Zellenstrang, welcher bei Euaxes [3]) und bei Lumbricus [4]) unter der Neuralfurche liegend die beiden Mesodermplatten von einander trenne, als ein der Wirbelthierchorda homologes Gebilde anzusehen. Auch hier erfolgt, wie bei Wirbelthieren, die Spaltung in die einzelnen Blätter zuerst am Vorderende des Rumpftheils. Bei Glieder~~thier~~füsslern hat sich

[1]) l. c.

[2]) Bobretzky, Zur Embryologie des Oniscus murarius. Z. f. w. Z. Bd. 34, 1874, Taf. XXII, Fig. 21.

[3]) Kowalewsky, Würmer und Arthropoden, Taf. V, Fig. 34c.

[4]) Kowalewsky, l. c. Taf. XII, Fig. 22.

bis jetzt ein Chordazellenstrang nicht auffinden lassen; denn der von Leydig der Chorda verglichene eigenthümliche Zellenstrang über dem Bauchmark verschiedener Sphingiden scheint doch kaum hierher zu gehören, da ich mich überzeugt zu haben glaube, dass er nicht allen Raupen zukommt und auch den ganz jungen Raupen der von Leydig[1]) untersuchten Arten (Sphinx convolvuli, Zygaena, Vanessa etc.) zu fehlen scheint. Dieser Punkt muss also vor Allem erst genauer untersucht werden. Ob bei den Arthropoden die Trennung des ursprünglich einfachen, dann sich verdickenden Keimblattes in Ectoderm und Mesoderm auch vorn zuerst beginnt und nach hinten fortschreitet, lässt sich aus den vorhandenen Arbeiten nicht mit Sicherheit entnehmen, da vollständige Querschnittsserien ihrer Embryonen bis jetzt wohl kaum beschrieben, mir wenigstens nicht zu Gesicht gekommen sind. Aber es ist wahrscheinlich; denn aus manchen Arbeiten über Entwickelungsgeschichte der Arthropoden geht hervor, dass häufig das erste Ursegment am Vorderende des Keimstreifens des Rumpfes beginnt, und dass die nächstjüngeren sich immer zwischen das davorliegende, schon ausgebildete und das den After tragende Analsegment einschieben. Genau die gleiche zeitliche Segmentfolge ist am Rumpftheil aller Anneliden festgestellt worden, deren Entwickelung sorgfältiger untersucht wurde; die neuen Glieder gehen immer aus dem Hinterende des vor dem Analsegment liegenden Keimstreifens hervor. Es ist überflüssig, hierfür Gewährsmänner anzuführen, denn in Bezug auf diesen Punkt stimmen alle Beobachter überein.

Es ist aber damit die allgemeine Identität in der Bildungsweise der Ursegmente bei Wirbelthieren, Arthropoden und Anneliden erwiesen. Natürlich bestehen darum doch noch genug Verschiedenheiten; so scheinen z. B. die Höhlen der Ursegmente der Vertebraten den meisten Anneliden und Arthropoden zu fehlen; doch soll nach Metschnikoff[2]) Geophilus echte abgeschlossene Höhlen in seinen Ursegmenten haben, und bei Euaxes giebt Kowalewsky[3]) solche an; ich selbst finde sie ganz deutlich bei allen Hirudineen.

Der zweite Punkt betrifft die primäre Entstehung des Keimstreifens und Mesoderms.

Bekanntlich stehen sich in dieser Beziehung die Ansichten nach wie vor schroff gegenüber. Die Einen behaupten, so neuerdings noch Kölliker[4]),

[1]) Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers, p. 213, 217, 218.

[2]) Metschnikoff, Embryologisches über Geophilus. Z. f. w. Z. Bd. 25, 1875, pag. 316, Taf. XX, Fig. 9, 10.

[3]) Würmer und Arthropoden, Taf. V, Fig. 35.

[4]) Kölliker, Zur Entwickelung der Keimblätter im Hühnerei. Phys. med. Verh. N. F. Bd. VIII. 1875. Ueber die erste Entwickelung des Säugethierembryo. Phys. med. Verh. Bd. IX. 1876.

mit grösster Entschiedenheit, dass es seinen Ursprung aus dem Ectoderm nehme. Der jüngere v. Beneden[1]) sagt ebenso positiv, es stamme aus dem Entoderm ab. Hensen[2]) wieder leitet es vom Ectoderm ab, scheint aber doch die Meinung nicht ganz ausschliessen zu wollen, dass der Axenstrang — aus dessen weiterer Umbildung das Mesoderm und die chorda entsteht — neben unzweifelhaften Elementen aus dem Ectoderm auch vielleicht noch Theile aus dem Entoderm aufnehme: die alte His'sche Ansicht. Doch sagt er dies nicht ausdrücklich, sondern es lässt sich nur aus der Bemerkung herauslesen, dass der Axenstrang, dessen directe Entstehung aus dem Ectoderm er, wie Kölliker, angiebt, doch auch mit dem Entoderm recht innig zusammenhänge.

Ich habe absichtlich die allerneuesten Aeusserungen angeführt, um zu zeigen, dass auch jetzt noch die alte Divergenz der Meinungen bestehen bleibt. Ohne erneute Untersuchungen, welche nicht auf ein einzelnes Thier, sondern auf zahlreiche basirt werden in der Absicht, die verschiedenen Möglichkeiten in Bezug auf die Herkunft des Mesoderms festzustellen, wird man nicht zur Klarheit kommen. Man ist zwar immer geneigt, im Interesse einheitlicher Auffassung, nur eine einzige Ableitung gelten zu lassen, und sehr erklärlich ist es, dass jeder Untersucher gerade den von ihm beobachteten Vorgang für den allein richtigen hält. Wir sind aber schon so oft gewarnt worden vor allzurascher Verallgemeinerung einzelner Beobachtungen oder Auslegungen, dass es schwer begreiflich bleibt, wie doch immer und immer wieder dieser Fehler gemacht wird. Ich halte dafür, dass sich einstweilen in Bezug auf die allgemeine Werthigkeit des Mesoderms nichts bestimmtes sagen lässt; denn die Resultate widersprechen sich zu direct. Sollten sie nun nicht alle wahr sein können? dann wäre eben die Erklärung für den Gegensatz in der Entstehung des Mesoderms nicht gegeben durch die bisher vorliegenden Untersuchungen.

So lange nun aber der Streit unentschieden ist, muss es auch gestattet sein die Anknüpfungen da zu suchen, wo man sie findet. Für die durch Knospung sich vermehrenden Naiden habe ich mit aller wünschenswerthen Schärfe nachweisen können, dass das Entoderm in der Knospungszone, obgleich in starker Wucherung begriffen, doch in keiner Weise an dem Aufbau des Mesoderms theilnimmt. Zweifelhaft blieb mir nur, ob nicht die neue Darmfaserplatte — welche durch die bekannten sogenannten

[1]) v. Beneden, La maturation de l'oeuf etc. etc. Bulletin d. l'Acad. roy. o. Belgique, Taf. XL, 1875, p. 40—42.

[2]) Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. His, Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklgsg. Bd. I, p. 271.

Leberzellen repräsentirt ist — ihre Entstehung einer Wucherung der alten verdanke, obgleich mir dies nicht wahrscheinlich schien; dass aber die übrigen Theile des Mesoderms, so namentlich der ganze neurale Keimstreif nur aus dem Ectoderm abstamme, habe ich oben bewiesen. Diesen Vorgang[1]) habe ich das Recht, mit dem von Kölliker und Hensen bei Wirbelthieren beschriebenen zu vergleichen. Wollte ich v. Beneden's oder His' Deutung annehmen, so würde ich nicht blos meine eigene Beobachtung ausser Zusammenhang setzen, sondern auch behaupten, dass Kölliker und Hensen sich geirrt hätten. Diesen Letzteren aber stehe ich in dieser Beziehung ebenso gegenüber, wie v. Beneden: alle drei sind mir zunächst gleich glaubwürdig. Wenn ich aber bei Hensen und Kölliker Anknüpfungspunkte finde, bei v. Beneden nicht, so benutze ich die Beobachtungen Jener, so lange sie nicht als thatsächlich falsch nachgewiesen worden sind. Dieses Recht kann mir nicht bestritten werden; denn es wird von der gegnerischen Seite genau in der gleichen Weise in Anspruch genommen. Das Ergebniss ist also, dass die Uebereinstimmung in der Entstehung des Mesoderms bei Anneliden und Wirbelthieren nach meinen, Hensen's und Kölliker's Beobachtungen für mich wahrscheinlich ist, und die schon vorhandenen für die Stammverwandtschaft der gegliederten Thierclassen sprechenden Argumente zu vermehren vermag.

Man hat in jüngster Zeit mitunter von einem wunderbaren Versuch lesen müssen, die Schwierigkeiten, welche die diametral entgegenstehenden Ansichten über die Entstehung des Mesoderms bieten, zu heben durch Aufstellung einer Hypothese, welche nicht blos noch viel grössere Schwierigkeiten erzeugt, sondern auch beobachtete Thatsachen vollständig verdreht, oder unkritisch benutzt. Ursprünglich sollen nach ihr aus den zwei primären Keimblättern durch Spaltung vier gebildet werden; das einfache dritte mittlere Keimblatt denkt sich jene Hypothese überall da, wo es wirklich als solches auftritt, durch Concrescenz aus den ursprünglich vorhandenen mittleren zwei entstanden. Ich halte es für überflüssig, hier weiter auf diese „Fälschung der Ontogenie“ des Mesoderms einzugehen, da ich mit ihr nichts anfangen kann und sie mir in keiner Weise die That-

[1]) Damit stehen eine ziemliche Anzahl von Beobachtungen über Gliederfüssler, die von Kowalewsky über Euaxes, in Einklang; die überwiegende Zahl der sorgfältigen Beobachtungen zeigt, dass auch bei den gegliederten wirbellosen Thieren das Mesoderm direct und in toto aus dem Ectoderm abstamme. Ich verweise hier nur auf die ganz besonders schlagende Darstellung von Bobretzky über Oniscus und dessen vortreffliche Durchschnitte. Die früheren Angaben über die Abspaltung des Keimstreifens aus dem Hautblatt sind kaum zu benutzen, da man bei völligem Mangel von Durchschnittsbildern nie recht weiss, was Mesoderm sei und was nicht.

sache erklärt, dass der Keimstreif am freien Afterende einer Nais — welcher in jeder Beziehung dem am Schwanzende eines Blutegelembryos oder einer Terebellen-Larve entspricht — nicht durch Verwachsung aus zwei Hälften, sondern ganz ausschliesslich aus dem Ectoderm entsteht.

Mit dem Nachweis des Auftretens einer Axenplatte aus dem Ectoderm, ihrer Theilung in zwei Mesodermplatten und einen axialen Chordazellenstrang, der Ausbildung einer durch zwei Keimwülste des Ectoderms begränzten primären Neuralfurche und der Umbildung jener Mesodermplatten in Ursegmente bei den Naiden (freies Afterende) ist aber die Identität des Annelidenkeimstreifens mit dem der Wirbelthiere erwiesen. Würden, was ich für unmöglich halte, Kölliker's und Hensen's Beobachtungen über die Entstehung des Mesoderms bei Wirbelthieren sich als absolut falsch herausstellen, so wäre damit noch immer nicht die ungemein grosse Aehnlichkeit im Keimstreifen der gegliederten Wirbellosen aufgehoben, sondern nur die Frage aufgeworfen, wie denn der Gegensatz in der Entstehung des Mesoderms — hier aus dem Ectoderm, dort aus dem Entoderm heraus — zu erklären sei.

Es ist aber endlich drittens auch die Art der ersten Entstehung des noch ungegliederten Keimstreifens bei Wirbelthieren und den gegliederten Wirbellosen identisch; natürlich darf man dabei die Würmer nicht mit den Säugethieren vergleichen. Wenn man aber die Abbildungen von Robin über Clepsine (Taf. XIV, Fig. 5—13) und die von Kowalewsky über Euaxes (Taf. XIV, Fig. 14—19) neben die von His gegebenen Schemata der Keimstreifbildung bei Knochenfischen (Taf. XIV, Fig. 1—4) und die Götte'schen Abbildungen der primitiven Stadien der Unkenentwickelung (Taf. XIV, Fig. 23) stellt, nachdem man sie alle gleichmässig orientirt — mit dem Afterende nach links — und zur Erleichterung der Uebersicht den Keimstreif, die von diesem umwachsene Cardialseite und die schliesslich nur noch im Rusconi'schen After kurze Zeit frei bleibende Stelle durch verschiedene Färbung von einander abgesetzt hat, so springt die Uebereinstimmung sofort in die Augen. In allen drei Fällen liegen die beiden Keimstreifhälften zuerst auf der Cardialseite; allmälig wachsen sie auf die Neuralseite hinüber, und das ursprünglich grosse freie Feld derselben wird immer kleiner; endlich bleibt es nur noch als Rusconi'scher After am Schwanzende bestehen, welcher ja auch bei Amphibien (Taf. XIV, Fig. 23) von dem hinteren Bogen der Keimstreifhälften umfasst wird. Der hier von Götte zu machende Einwand, dass ja nach seiner Axenhypothese der Axialpol der Wirbelthiere dem Mundpol der Anneliden entspreche, wird weiter unten besprochen werden; es genügt, hier anzuführen, dass die Götte'sche Auffassung nicht mit den längst bekannten Thatsachen im Einklang steht. Ebenso wenig aber kann der in seiner Hälfte gleich von Anfang an ver-

schmolzene Keimstreif der höheren Wirbelthiere als ein Argument gegen diese Vergleichung angeführt werden; man muss ihn vielmehr als durch Verkürzung der Entwickelung entstanden ansehen, so dass dasselbe Stadium, welches bei den niederen Wirbelthieren erst spät durch allmälige Vereinigung der zwei ursprünglich getrennten Hälften zu Stande kommt, bei den höheren gleich im Beginn auftritt. Denn es findet bei den doch so ungemein nahverwandten Hirudineen genau dieselbe Abstufung statt: bei Clepsine sind die Keimstreifhälften am Weitesten von einander entfernt, bei Nephelis stehen sie sich gleich von Anfang an ziemlich nahe, bei Hirudo endlich fehlen sie ganz und der Keimstreif ist ein einfacher, wie bei den Arthropoden oder den höheren Wirbelthieren. Leuckart [1]) hat in seinem Parasitenwerke auf diese Abstufung bereits vor langen Jahren aufmerksam gemacht.

§. 13. Die Segmentirung und der Gegensatz von Kopf, Rumpf und Schwanz.

Die allgemeinste Erscheinung der Segmentirung (Metamerenbildung) des Keimstreifens ist bei allen gegliederten Thierclassen völlig identisch. Bei allen bisher untersuchten Wirbelthieren, Arthropoden und Anneliden gilt das gleiche Gesetz: die ersten Ursegmente treten vorn auf, die letzten jüngsten liegen immer oben vor dem noch ungegliederten Aftersegment oder Schwanzsegment. Das hinterste Glied resp. vorletzte, wenn man das Afterglied mitzählt, des Thierkörpers ist immer das in der Zeit zuletzt entstandene.

Der ältere M. Edwards hat bereits in seiner trefflichen Arbeit über Entwickelung der Anneliden dies Gesetz festgestellt; es ist später von verschiedenen Anderen bestätigt, aber auch in seiner allgemeinen Fassung zurückgewiesen worden. So z. B. von Kölliker.[2]) Dieser sagt, dass das Einschieben neuer Segmente zwischen dem Analsegment und dem jüngsten echten Gliede sicherlich bei vielen Gliederthieren stattfinde, bei andern, so bei den von ihm entwickelungsgeschichtlich untersuchten Insecten (Donacia, Simulia, Chironomus) und ferner bei den Hirudineen aber nicht; denn bei diesen erhalte das Thier unzweifelhaft gleich auf einmal alle seine Segmente. Das ist indessen nur richtig, wenn man das ausgewachsene Thier allein als solches ansieht, den Embryo aber nicht; untersucht man diesen aber auf die embryonale Bildung seiner Segmente, so gilt auch für ihn das M. Edwards'sche Gesetz ausnahmslos: die Segmente treten zeitlich hintereinander auf und das

---

[1]) Leuckart, Parasiten Bd. I, 1863, p. 701.

[2]) Kölliker, Observationes de prima insectorum genesi. Zürich 1842.

jüngste entsteht durch Abtrennung aus dem ungegliedert bleibenden Analsegment. Selbst bei den Gliederthieren mit geringster Segmentzahl (Arachniden, Insecten) ist dies festgestellt. Dass es auch für die Wirbelthiere gilt, weiss alle Welt. Natürlich kann der Schein gleichzeitigen Auftretens aller Segmente leicht entstehen, wenn die Zeitintervalle zwischen ihnen sehr klein sind; dies ist offenbar bei vielen Insecten und Crustaceen der Fall. Das aber steht dem M. Edwards'schen Gesetze gar nicht im Wege.

Für diese allgemeinste Uebereinstimmung jetzt noch ausführliche Belege anführen, ist überflüssig. Dagegen muss ein anderer Punkt eingehend besprochen werden, weil er mir von der grössten allgemeinen Wichtigkeit, doch aber kaum beachtet zu sein scheint.

Durch die oben mitgetheilten Beobachtungen habe ich den Beweis geliefert, dass bei der Ausbildung eines Naidenzooids durch Knospung zwei Regionen des Körpers scharf unterschieden sind, die ich einstweilen ohne weitere Rechtfertigung als Rumpf- und Kopfzonen bezeichnet habe. Zuerst wird die Rumpfzone angelegt; sie ist bei Nais durch einen vollständig ausgebildeten Keimstreifen mit Keimwülsten, Neuralfurche und der zum centralen Nervensystem werdenden Ectodermknospe ausgezeichnet. Erst später entsteht die Kopfzone, aber ohne Keimwülste und Ectodermknospe; in sie wächst das vordere Ende des Nervensystems der Rumpfzone hinein, indem es sich gleichzeitig zum Schlundring um den Darm herumkrümmt, damit verbinden sich die seitlich vom Ectoderm her sich einsenkenden Sinnesplatten zum oberen Schlundganglion. In jeder Zone erfolgt die Segmentirung von vorn nach hinten; es stösst also das jüngste Kopfglied an das älteste Rumpfglied an.

Die bei den Anneliden festgestellten Thatsachen, welche für manche Gattungen beweisen, für alle aber sehr wahrscheinlich machen, dass auch dasselbe Gesetz des Gegensatzes von Kopf und Rumpf bei ihnen zu erkennen sei, habe ich weiter oben (III. Abschnitt, pag. 254) ausführlich besprochen. Ebenda habe ich darauf hingewiesen, dass für die Anneliden eine eigentliche Normalzahl der Kopfsegmente nicht festzustellen, doch aber vollständigste Homologie der Köpfe aller Anneliden — trotz überaus schwankender Zahl ihrer Segmente — zu erkennen sei, da auch im Embryo derselbe Gegensatz im zeitlichen Auftreten von Kopf und Rumpf und die gleiche Richtung der Segmentirung beider Abschnitte vorhanden wäre, wie in den Knospungszonen der Naiden- und Chaetogaster-Zooide.

Noch ein anderer Punkt ist hier kurz zu berühren. Man sagt gewöhnlich, der After läge bei den Anneliden am Hinterende des Körpers, meist auf dem Bauche, mitunter auf dem Rücken. Will man damit sagen, dass es immer das letzte Segment sei, welches den After trage, so ist dies

in jenen Fällen, wo der After dorsal liegt, doch wohl kaum richtig. In solchen Fällen finde ich nämlich oft noch eine Verlängerung des Bauchmarks über den After hinaus; bekannt ist, dass in dem hinteren Saugnapf der Hirudineen sieben Ganglienpaare verschmolzen sind, und dass der Keimstreif von Hirudo weit vor dem Ende des Embryos endigt. Da nun einem Segment des Körpers je ein Ganglion entspricht, so glaube ich bei diesen mit dorsalem After versehenen Thieren das hinterste Körperende als echtes Schwanzende ansehen zu dürfen, welches sich durch das Hinausgreifen über den dorsal liegenden After charakterisirt, und welches bei den Anneliden mehrfach vorkommt, den Arthropoden aber gänzlich fehlt. Zugegeben, dass sich die drei-gegliederten Thierclassen einander morphologisch gleichstellen lassen, so wäre dieser echte Schwanz der Anneliden dem Schwanzende des Wirbelthierkörpers zu vergleichen, und wir hätten dann schon bei den Ringelwürmern in allerdings viel grösserer Einfachheit die Regionen von Kopf, Rumpf und Schwanz vor uns, die erst bei den Wirbelthieren durch die besondere Ausbildung jedes einzelnen Abschnittes ihre höchste Bedeutung erlangen.

Dieser Vergleich aber setzt voraus, dass auch bei den Wirbelthieren Kopf und Rumpf in derselben Weise entstehen, wie bei den Anneliden. Der Nachweis ist nach den längst vorhandenen Beobachtungen, in Verbindung mit einigen ganz neuen, leicht zu liefern. Die Region des Schwanzes bietet keine Schwierigkeiten; denn er ist bei Wirbelthieren wie bei Anneliden nur eine Verlängerung des Rumpfes über das Analsegment hinaus. Nur der Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf scheint hier bei den Wirbelthieren, wenigstens in der embryonalen Periode, nicht so scharf hervorgehoben zu sein, wie bei den Anneliden.

Es tritt die Spaltung des Keims in zwei Mesodermplatten, Haut und Medullarplatten, genau wie bei den Anneliden, so auch bei den Wirbelthieren zuerst am Hinterende (Rumpftheil der Embryos) auf. Nach Balfour [1]) entsteht bei Plagiostomen der ungegliederte Keimstreif zuerst im Rumpftheil, später erst im Kopftheil; es ist also auch hier die Wachsthumsrichtung von hinten nach vorn, wie bei den knospenden Naidenzooiden zu erkennen. Ganz das gleiche Resultat ist für die Knochenfische den Beobachtungen von Oellacher [2]) und His [3]) zu entnehmen. Bei der Unke

---

[1]) Balfour, A Preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. Q. J. M. Sc. Oct. 1874 and: The Development of Elasmobranch Fishes, Journ. Anat. Phys. Vol. X. 1876.

[2]) Oellacher, Beiträge z. Entwickelung d. Knochenfische. Z. f. w. Z., 1873, Bd. 23, p. 4 etc.

[3]) His, Unsere Körperform. Erster u. zweiter Brief.

vollzieht sich nach Götte[1]) die Sonderung in die drei Keimblätter, also die Anlage des ungegliederten Keimstreifens, zuerst im Hintertheil der Embryonalanlage; es wächst diese Anlage nach vorn und die Hirnplatte tritt erst später auf. Kölliker[2]) sagt in seiner neuesten vorläufigen Mittheilung ausdrücklich: „Die erste Spur des Kaninchenembryo erscheint am hinteren spitzeren Ende des birnförmig gewordenen Fruchthofes in Gestalt einer rundlichen kleinen Verdickung. Diese bildet sich allmälig, nach vorn sich ausbreitend, zu einem länglichen Streifen mit einer Rinne, dem Primitivstreifen und der Primitivrinne um, und vor diesem Streifen erscheint dann, wie beim Hühnchen, die Rückenfurche mit den Rückenwülsten. Die Medullarplatte am Kopfe oder die Anlage des Gehirns erscheint als eine breite, auch von der Höhe erkennbare sichelförmige Platte mit einer tiefen schmalen Rinne in der Mitte, die noch als flache Platte sich gliedert und verhältnissmässig spät zum Hirnrohre sich schliesst, nachdem schon lange Urwirbel entstanden sind."

Es geht hieraus hervor, dass bei den Amniota, wie den Anamnia die erste Anlage des Mesoderms am hintern Ende erfolgt, und dass eine Wachsthumsrichtung nach vorn hin erkennbar ist, gerade so, wie bei den Naiden die Kopfzone später auftritt als die Rumpfzone und zum Theil durch Auswachsen des Rumpfnervensystems nach vorn zu gebildet wird; damit verbinden sich Neuanlagen vom Ectoderm her, welche einen ursprünglich unsegmentirten Kopfkeimstreifen (= Kopfplatte) herstellen.

Ein so scharfer Gegensatz zwischen Kopftheil und Rumpftheil des Keimstreifens, wie ich ihn bei den Anneliden nachgewiesen habe, kommt hiernach bei den Wirbelthieren nicht vor, nur die allgemeine Zuwachsrichtung von hinten nach vorn ist durch die eben angeführten Beobachtungen auch für die letzteren erwiesen. Aber der scharfe Gegensatz zwischen Rumpf und Kopf bei den Anneliden wird weniger durch das grosse, beide trennende Zeitintervall in ihrer Entstehung bezeichnet — denn dies Intervall könnte sich auch verkürzen oder gar verschwinden —, als vielmehr dadurch, dass nun die Segmentirung der beiden Abschnitte nicht von ihrem Berührungspunkte ausgeht, und im Kopftheil von hinten nach vorn, im Rumpf in umgekehrter Richtung erfolgt; sondern es wird dieser Gegensatz dadurch vor Allem scharf ausgeprägt, dass in beiden Regionen die Segmentirung vorn beginnt und nach hinten zu fortschreitet.

Ganz das Gleiche aber gilt auch für die Wirbelthiere. Es ist eine bekannte Thatsache, dass der letzte Abschnitt der Gehirnblasen am spä-

[1]) Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke, p. 159 etc.

[2]) Kölliker, Ueber die erste Entwicklung des Säugethierembryo. Phys. med. Verh., 1876, Bd. IX.

testen auftritt. Nach den Untersuchungen Gegenbaur's über das Kopfskelett der Selachier hat man ein Recht, die Kiemenspalten und -Bögen als eine Andeutung ursprünglicher Segmentirung des Kopfes anzusehen. Da aber die hintersten Kiemenspalten auch immer zuletzt auftreten, so würde das jüngste diese tragende Kopfsegment auch hier bei den Vertebraten an das erste Rumpfsegment anstossen. Dieses aber ist ausnahmslos älter, als das ihm vorangehende jüngste Kopfsegment, in manchen Fällen wohl selbst älter, als das vorderste Kopfsegment. Bei dem von Balfour [1]) abgebildeten Hai-Embryo (spatula-shaped embryo) war die Rückenfurche im Kopftheil noch nicht geschlossen, keine Spur von Augenblasen oder Kiemenspalten zu entdecken; im Rumpftheil der Embryos waren aber schon Urwirbel entwickelt. Ich besitze einen Embryo des gleichen Stadiums, dessen Kopftheil noch keine Spur der späteren Gliederung zeigt; in seinem Rumpftheil aber sind schon 3—4 Urwirbel deutlich ausgeprägt. Die ebenfalls von Balfour [2]) gelieferte Ansicht eines etwas älteren Torpedo-Embryos zeigt in der Kopfregion nur die Augenblase und die erste Kiemenspalte, im Rumpfe dagegen finden sich schon 17 scharf ausgeprägte Urwirbel. Die noch fehlenden vier Kiemenspalten folgen nach Balfour in Reihenordnung von vorn nach hinten. Auch die Angabe Oellacher's [3]), dass bei Knochenfischen die Axenplatte am Kopfende noch mit der Gehirnanlage verwachsen sei, während hinten doch schon die Sonderung in Urwirbel begonnen habe, deutet darauf hin, dass auch bei Knochenfischen die Segmentirung des Kopftheiles des Embryos später eintrete, als die des Rumpftheiles. Dass aber der Kopf — nicht die Schädelhöhle — in seiner ursprünglichen Anlage ein segmentirtes Gebilde sei, wird jetzt wohl allgemein angenommen; ich weise zum Ueberfluss auch noch auf die jüngste Mittheilung Balfour's hin, welcher angiebt, mit Wahrscheinlichkeit behaupten zu können, dass in allen Gehirnnerven Theile vorkämen, die den hinteren Wurzeln der Spinalnerven ihrer Entstehung nach zu vergleichen wären.

Es ist dadurch erwiesen, dass das erste Rumpfsegment des Wirbelthierembryos nicht etwa jünger sei, als das anstossende hinterste Kopfsegment, sondern dass es sogar in einzelnen Fällen (Plagiostomen) überhaupt früher angelegt werde, als selbst das vorderste älteste Kopfsegment.

Hiermit steht eine scheinbar sehr genaue und äusserst bestimmt lautende Angabe [4]) Götte's im schärfsten Widerspruch. Er sagt nämlich, dass

---

[1]) Balfour, Preliminary Account etc., Taf. XIII, Fig. 8.

[2]) l. c. T. XIV, Fig. 9.

[3]) Oellacher l. c.

[4]) Götte, Unke, p. 202.

bei Bombinator die Gliederung der Segmentplatten von einem bestimmten Punkte aus nach hinten und nach vorn gleichzeitig fortschreite. Ich füge die einzige hierauf bezügliche Stelle, die ich in seinem Buche habe finden können, hier wörtlich an „es beginnt . . . die Ausbildung der Segmente zur Zeit, wenn die Cerebromedullarfurche im Kopftheile entwickelt ist, in der Gegend des Hinterkopfes, ob aber innerhalb des letzteren oder des angrenzenden Rumpftheils vermag ich nicht anzugeben; von dort aus setzt sich die Theilung nach den beiden Körperenden fort, erreicht aber den Kopftheil früher, als sie nur in die Nähe des Schwanzendes gerückt ist.“ Hiermit stehen Götte's eigene Bilder, wie mir scheint, nicht im Einklang. Aus den Fig. 50—53 (Taf. III) und der dazu gehörigen Tafelerklärung[1]) geht hervor, dass das dritte und vierte, also die hintersten, an das erste älteste Rumpfsegment anstossenden Kopfsegmente, später entstehen als die andern zwei davorliegenden; ebenso beweisen seine Abbildungen, dass die Kiemenbögen später auftreten, als die vor ihnen liegenden Kiefertheile. Damit stimmt auch die Grösse der Segmente auf dem Durchschnitte (Taf. VI, Fig. 98, 99); das vorderste, welches nach meiner Anschauung das älteste ist, ist auch das grösste, das vierte hinterste Kopfsegment das kleinste, wie nach seinem jüngeren Alter zu erwarten war.

Es zeigen hiernach Kopf und Rumpftheile der Embryonen bei Wirbelthieren und Anneliden grosse und allgemein bedeutungsvolle Aehnlichkeiten. Einer späteren Untersuchung muss es vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob sich diese Vergleichung auch im Specielleren wird durchführen lassen. Aber selbst, wenn das nicht möglich sein sollte, bliebe doch immer das eine Resultat bestehen, dass bei Anneliden, wie bei Wirbelthieren der Kopf später auftritt und in seine Segmente zerfällt, als der Rumpf und dass in beiden Classen das älteste Rumpfsegment hart an das davor eingeschobene jüngste Kopfsegment anstösst und anstossen muss, weil in beiden Abschnitten die Gliederung am vordersten Ende zuerst beginnt und von da allmälig nach hinten fortschreitet.

Auch bei der dritten Classe gegliederter Thiere kommen analoge Verhältnisse vor; aber allerdings scheinen hier die einzelnen Vorgänge in eigenthümlicher Weise modificirt zu sein. Zunächst ist hervorzuheben, dass ein eigentlicher Schwanz — wie bei Wirbelthieren oder Hirudineen — hier nirgends existirt; es liegt der After immer im letzten Hinterleibsglied und mit dem Analganglion hört dem entsprechend auch die Ganglienkette auf. Dagegen sind Kopf und Rumpf (Thorax und Abdomen) in der weitaus grössten Zahl der Formen deutlich unterschieden und nur bei den Arachni-

[1]) Götte l. c. p. 922.

den und einigen parasitisch lebenden zurückgebildeten Formen mehr oder minder weit verschmolzen.

Für alle Arthropoden ohne Ausnahme gilt zunächst das Gesetz, dass die Vermehrung der Rumpfsegmente nach dem Schema der Anneliden-segmentirung erfolgt d. h. die letzten Abdominalsegmente werden — in der Larve oder im Embryo — immer zwischen das Analsegment und das vorhergehende jüngste Abdominalsegment eingeschoben. Newport sagt allerdings, dass es bei Myriapoden vor dem vorletzten Gliede aufträte; aber diese irrthümliche Angabe beruht auf der offenbar falschen Ansicht, dass die beiden Analklappen von Julus ein Segment bilden; diese sind sicherlich nichts anderes, als Anhänge des einfachen Analsegmentes, der Furca der Cyclopiden entsprechend. In Bezug auf die Vermehrung der Rumpfsegmente stimmen also die Gliederfüssler mit den Anneliden und Vertebraten überein. Ueber die histologischen Vorgänge in dem Keimstreifen, der dabei nothwendiger Weise auftreten muss und nach Claus auch bei Apus und Branchipus vorhanden ist, wissen wir leider gar nichts, so dass es völlig unmöglich ist, aus den vorliegenden Beobachtungen heraus auch die histologische Uebereinstimmung im Aufbau des Keimstreifens und in seiner weiteren Gliederung nachzuweisen; wie denn überhaupt Untersuchungen über die Wachsthumsweise des auswachsenden Hinterendes der Gliederthiere gar nicht vorliegen.

Zahlreicher sind die Angaben über die Entstehung des Kopfes und seiner Anhänge; aber die histologischen Verhältnisse finden auch hier so wenig Berücksichtigung, dass es z. B. für den Augenblick völlig unmöglich ist, in dieser Beziehung ohne erneute Untersuchungen zu einem Verständniss zu gelangen. Selbst die Schilderungen der Segmentfolge im Kopf gestatten für den Augenblick keine Verallgemeinerung; es ist daher geboten, hier die einzelnen Arthropodenclassen gesondert durchzugehen, um zu sehen, ob nicht doch schon ähnliche Gegensätze der primären Anlage von Kopf und Rumpf zu erkennen sein würden, wie sie bei Anneliden und Wirbelthieren so auf der Hand liegen.

Bei den Myriapoden scheint nach Newport [1]) und Fabre [2]) das oben von mir festgestellte Gesetz des Gegensatzes von Kopf und Rumpf nicht eingehalten zu werden. Nach ihnen bilden sich die ersten sieben Körpersegmente im Embryo gleichzeitig mit dem Kopf; das zweite, dritte und fünfte tragen die ersten drei Fusspaare und die darauffolgenden, dem sechsten und sieben-

---

[1]) Newport, On the Organs of Reproduction and the Development of Myriapoda. Philosoph. Trans. 1841.

[2]) Fabre, Recherches s. l'Anatomie d Organes Réproducteurs et s. l. Développement d. Myriapodes, Ann. d. Sc. N. 4. Sér., T. III, 1855.

ten Glied angehörigen Füsse entwickeln sich erst später. Zwischen das siebente und das Analsegment schiebt sich das ungegliederte „germinal space" Newport's ein, aus welchem successive von vorn nach hinten während des freien Larvenlebens neue Segmente gebildet werden. Hier scheint also das Kopfglied das erste und älteste Glied in der Reihe zu bilden, und nirgends eine derartige Unterbrechung der Reihenfolge vorzukommen, dass ein jüngstes Kopfglied an das älteste Rumpfglied anstiesse. Das ist aber vielleicht doch nur Schein. Ueber die eigentlich embryonalen Vorgänge — Entstehung des Keimstreifens und seine Gliederung — geben uns Newport und Fabre keinen Aufschluss; ebensowenig erfahren wir durch sie, wie die Mundtheile entstehen und ob doch vielleicht der Kopf durch Vereinigung mehrerer in der Anlage getrennter Segmente gebildet werde. Dagegen folgt aus den Beobachtungen Metschnikoff's [1]) über Geophilus, dass bei diesem Chilopoden die Kieferfüsse sich erst ausbilden, wenn der Rumpf bereits mehr als 18 fusstragende Segmente besitzt. Allerdings sagt er nichts Genaueres über die Reihenfolge: wenn wir aber annehmen — wozu wir berechtigt sind —, dass auch die Kopfglieder von vorn nach hinten auftreten, so würde durch die angezogene Beobachtung wenigstens für eine Myriapodengattung bewiesen sein, dass auch hier das letzte jüngste Kopfglied an das älteste erste Rumpfglied anstösst. Dann auch wäre die Deutung des scheinbar abweichenden Verhaltens der übrigen Myriapoden leicht; auch bei diesen würde vermuthlich das ursprünglich einfache, ungegliederte Kopfsegment erst dann sich gliedern und seine Extremitäten (Kaufüsse) entwickeln, wenn bereits die ersten Rumpffüsse (die drei Thoracalfüsse) längst angelegt worden sind.

Ein wesentlicher Unterschied aber bliebe auch dann noch zwischen Myriapoden und den Naiden bestehen: das Zeitintervall, welches die erste Anlage des Rumpfes von der des Kopfes trennt, würde hier ganz ungemein klein sein müssen (während es bei den Anneliden sehr gross ist); denn der Kopf erhält seine Antenne, also das erste Segment, wohl gleichzeitig oder fast gleichzeitig mit der Ausbildung der drei Thoraxfüsse. Ja, es wäre selbst nicht unmöglich, dass die primäre ungegliederte Anlage des Kopfkeimstreifens so früh erfolgte, dass eine Segmentirung des Rumpfkeimstreifens vor der des Kopfes noch nicht begonnen haben könnte; in solchem Falle wäre dann der Nachweis typischer Uebereinstimmung nur zu liefern, indem man zeigte, dass der Bauchkeimstreifen zuerst im Rumpftheile, und etwas später erst im Kopftheile angelegt werde — ähnlich wie Kölliker bewiesen hat, dass auch beim Hühnchen die erste Anlage des Keimstreifens

[1]) Metschnikoff, Embryologisches über Geophilus. Z. f. w. Z., 1875. Bd. 25.

im hinteren Theile der Embryonalanlage erfolgt. Durch diese Verwischung des Zeitintervalls im Auftreten von Kopf und Rumpf würden sich dann die Myriapoden aufs Engste an die Wirbelthiere anschliessen — woraus aber natürlich keine nähere Verwandtschaft beider Thiergruppen gefolgert werden dürfte.

Auch bei den Insecten treten nach den bisher vorliegenden Untersuchungen Kopf und Rumpf fast oder ganz gleichzeitig auf, so dass auch hier das zwischen beiden liegende Zeitintervall sicherlich sehr klein sein muss, wenn es überhaupt vorhanden ist. Hier ist aber doch schon der Beweis zu führen, dass mitunter Kopf und Rumpf (Thorax) zwei zeitlich getrennte Anlagen sind; denn es werden nicht alle Kopfsegmente früher angelegt, als die ersten des Rumpfes, sondern die Kaufüsse schieben sich mitunter zwischen diese und die ältesten vorderen Kopfsegmente gerade so ein, wie die kiementragenden Kopfglieder einer Terebella zwischen das Kopfsinnessegment und das älteste vorderste Rumpfsegment. Es ist also auch bei diesen Thieren das letzte Kopfsegment jünger als die ersten Thoracalsegmente, genau wie bei Anneliden, oder wie bei Geophilus unter den Myriapoden.

Es würde zu sehr ins Detail führen, wollte ich alle einschlägigen Beobachtungen einzeln anführen; einige wenige werden genügen, da sie ganz naiv gemacht worden sind, und auch nicht einer theoretischen Ansicht zu Liebe besonders hervorgesucht wurden. Leuckart[1]) giebt z. B. an, dass bei den Pupiparen embryonale Theile im Kopf übrig bleiben und dass die Rumpfsegmente zuerst vollständig ausgebildet werden. Viel bestimmter und präciser lauten schon die Angaben von Brandt[2]); er sagt ausdrücklich: „Es treten am bandförmigen Theile der Embryonalanlage sechs Paar Höcker auf; und zwar entstehen die drei hinteren Paare früher, als die drei vorderen. Die Höcker wachsen ziemlich rasch in die Länge, jedoch durchaus nicht gleichmässig; vielmehr verlängern sich die drei hinteren Paare bedeutender, als die drei vorderen. Die hinteren sind die drei Thoraxfüsse, die vorderen die drei Kaufüsse.“ Ganin[3]) sagt in der schon mehrfach citirten Arbeit über Platygaster: „Die Bildung des Keimstreifens fängt zuerst in dem Abdominaltheile des Larvenkörpers an und setzt sich dann in den Kopftheil weiter fort.“ Diese Beobachtung scheint mir desshalb von Bedeutung, weil der hier erwähnte Keimstreif, durch dessen Umbildung die

[1]) Leuckart, Die Fortpflanzung und die Entwickelung der Pupiparen. Abhandl. d. naturf. Ges. in Halle, 1858, p. 71, 80.

[2]) A. Brandt, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. d. l'Acad. d. St. Petersbourg, VII. Ser., T. XIII, 1869, p. 6.

[3]) Ganin, Z. f. w. Z., 1869, Bd. 19, p. 401.

Mehrzahl der Organe der zweiten Larvenform von Platygaster neu entstehen, innerhalb iner echten Larve auftritt und zu dieser in derselben Beziehung steht, wie der Keimstreif einer Tochternaide zu dem Segment der Mutternaide, in welches er von aussen her einwuchert. Leider ist aus Ganin's Arbeit nicht ersichtlich, ob überhaupt eine Scheidung zwischen Kopf und Rumpfgliedern möglich ist und welche derselben die ältesten sind. Aber aus seiner bestimmt lautenden Angabe, dass der Keimstreif zuerst hinten auftrete und erst später sich in den Kopf hinein verlängere, können wir, unter Berücksichtigung der bekannten Verhältnisse bei Anneliden, schliessen, dass auch die Segmentirung im Rumpftheil der zweiten Platygasterlarve früher auftrete als im Kopftheil. Doch ist auch hier, wie bei allen Insecten, das beide trennende Zeitintervall ungemein klein. Nach Zaddach [1]) könnte es scheinen, als ob bei den Phryganiden sämmtliche Kopfsegmente früher entstünden, als die ersten Thoraxsegmente; doch lässt sich auch aus seinen Angaben folgern, dass der Kopftheil des noch ungegliederten Keimstreifens später auftritt, als der Rumpftheil und es scheint sogar nach seinen Abbildungen, als ob auch die drei Thoraxglieder früher vollständig ausgebildet würden, als die drei Kopfglieder. Die Untersuchungen Herold's [2]) endlich zeigen sehr deutlich, dass bei Lygaeus das Hinterende des Keimstreifens zuerst angelegt wird.

Die hier angeführten Beobachtungen machen es so zum Mindesten wahrscheinlich, dass auch bei den Insecten dasselbe Gesetz in der zeitlichen Folge der Rumpf- und Kopfsegmente festgehalten, dabei freilich auch das Zeitintervall, welches beide von einander trennt, ungemein verkleinert wird. So wird der Schein erweckt, als entstünden die einzelnen Segmente in ihrer Reihenfolge auch zeitlich hintereinander.

Unter den Arachniden liefert Chelifer nach Metschnikoff's [3]) Angaben den Beweis, dass hier der Gegensatz im zeitlichen Auftreten der Rumpf- und Kopfsegmente wenigstens angedeutet ist; denn er erwähnt ausdrücklich — ohne freilich die allgemeine Bedeutung dieses Verhältnisses hervorzuheben —, dass die Mandibel (Kieferfüsse) erst spät auftreten, wenn sich bereits vier Thoraxfüsse gebildet haben; es schieben sich also hier, wie bei Anneliden, zwei jüngere Gliedmassen zwischen die ältere Stirn und die ersten Thoraxfüsse ein. Dies aber lässt voraussetzen, dass auch die Glie-

---

[1]) Zaddach, Untersuchungen über die Entwickelung u. d. Bau d. Gliederthiere. I. Heft: D. Entwickelung d. Phryganiden-Eies. Berlin, Georg Reimer, 1854.

[2]) Herold, Untersuchungen über die Bildungsgeschichte der wirbellosen Thiere im Ei. III. Lief., 1876. I. Die Feuerwanze, Taf. I, Fig. 1--3.

[3]) Metschnikoff, Entwicklungsgeschichte des Chelifer. Z. f. w. Z., Bd. 21, 1871, p. 513, T. XXXVIII, XXXIX.

derung der örpersegmente in der gleichen Zeitfolge eintrete; wenigstens haben wir einstweilen das Recht dazu, da gar keine eingehenden Beobachtungen über die Entstehung der Ursegmente vorliegen und man sich allgemein gewöhnt hat, die Zeitfolge derselben bei den Arthropoden aus der Folge der den Segmenten angehörenden Gliedmassenpaare zu erschliessen. Dies Kennzeichen führt wohl auch in den meisten Fällen nicht zu sehr in die Irre; fast werthlos scheint es dagegen zu sein, wo die erste Larvenform schon Gliedmassen trägt, wie bei den Crustaceen.

Bei diesen kennt man einige Fälle (Decapoden ganz besonders), in denen die letzten Kaufüsse später auftreten, als die ersten Thoraxfüsse; Fritz Müller betont in seinem bekannten Schriftchen das Einschieben neuer Segmente des Mittelleibes zwischen Kopf und Hinterleib. In anderen Fällen aber scheint ein Einschieben neuer Glieder nicht einzutreten, vielmehr wird für Copepoden, Squilliden etc. angegeben, dass die Gliedmassen und somit wohl auch die Körpersegmente der Reihe nach vom ersten anfangend bis zum letzten entstünden. Dann würde also das erste Rumpfsegment jünger sein als das letzte Kopfsegment.

Ich kann indessen diesen negativen Beobachtungen in keiner Weise Beweiskraft zuerkennen. Sie sind einmal nicht in der richtigen Weise gewonnen; in keinem einzigen Falle liegen genaue Angaben über die erste Entstehung des Keimstreifens und seine Segmentirung vor; man hat ausnahmslos auf diese geschlossen nach dem Anblick des unversehrten lebenden Thieres und der Zeit des Auftretens der Gliedmassen nach. Man hat sich zweitens nie die Frage vorgelegt, ob denn nicht doch der Kopf später entstünde, als der Rumpftheil des Keimstreifens und nur die Gliederung d. h. das Hervortreiben von Gliedmassen an jenem früher begönne; gerade so, wie auch bei Wirbelthieren die ersten Kopfsegmente gar nicht später aufzutreten brauchten, als die vorderen Rumpfsegmente, da sich ja hier die ungegliederte Kopfanlage früher ausbildet, als die Segmentirung des Rumpfes beginnt. Diese eminent histologische Frage ist von den eigentlichen Carcinologen, vor Allem von Claus, in der denkbar ungünstigsten Weise in Angriff genommen worden; und ehe nicht die im Keimstreifen eintretenden histologischen Vorgänge nach den allein richtigen Methoden histologischer Forschung untersucht worden sind, kann ich die scheinbar bei den Crustaceen eintretende Umkehrung in der Wachsthumsfolge der Körpersegmente weder als bewiesen, noch als etwas beweisend ansehen. Es wäre endlich drittens mit meiner Anschauung über den Gegensatz des Kopfes und Rumpfes doch sehr gut vereinbar, anzunehmen, dass das Intervall, welches beide trennen sollte, gänzlich verschwunden sei und in Folge davon auch scheinbar eine ganz gleichmässig zeitliche Reihenfolge der Seg-

mente von vorn bis hinten eingetreten wäre. Schon bei den Anneliden ist die Tendenz unverkennbar, den Kopf früher zu vollenden, als eigentlich sein sollte d. h. während bei einigen Formen (Terebella z. B.) die Ausbildung des eigentlichen Kopfes so viel Zeit in Anspruch nimmt, dass der Rumpf Zeit findet, mehr als 40 Segmente zu produciren, ist schon bei den Blutegeln, noch mehr bei den Regenwürmern der Kopf dem Rumpf gegenüber bevorzugt. Bei den Wirbelthieren ist dies noch viel entschiedener der Fall; trotzdem ist das älteste Segment bei ihnen das erste Rumpfsegment. Denkt man sich die so hervortretende Bevorzugung des Kopfes immer schärfer ausgeprägt, so ist schliesslich sogar die Herstellung einer ganz gleichmässigen zeitlichen Reihenfolge der Segmente eine Forderung meiner Anschauung. Wesentlich complicirter wird endlich die Frage dadurch, dass die wohl ausnahmslos als unsegmentirt angenommene primäre Crustaceenlarve (Nauplius) gleich von Anfang an Extremitäten trägt, welche in die des erwachsenen und durch einen gegliederten Keimstreif sich entwickelnden Thieres übergehen sollen. In wie weit die Angabe, dass die ersten drei Naupliusgliedmassen den Antennen und Mandibeln des erwachsenen Thieres ausnahmslos entsprechen sollen (Claus[1]) etc.), richtig sei, habe ich nicht die Mittel, jetzt schon zu untersuchen. In vielen Fällen ist an der Richtigkeit dieser Annahme wohl kaum zu zweifeln. Aber ohne die genaueste Kenntniss von der Entwickelung des Keimstreifens, ganz besonders des Kopfkeimstreifens — über den wir bei Claus auch nicht eine einzige brauchbare Beobachtung finden — ist diese Thatsache, weil unverständlich, gar nicht zu verwerthen.

Es versteht sich von selbst, dass ohne erneute, auf den hervorgehobenen Gegensatz im zeitlichen Auftreten von Rumpf und Kopf besonders gerichtete Untersuchungen der eben gemachte Versuch zur Begründung einer allgemeinen Homologie zwischen Kopf und Rumpf bei Wirbelthieren, Arthropoden und Anneliden an bedeutenden Mängeln leiden muss. Auch kann man früheren Beobachtern — wie das in solchen Fällen von gewisser Seite her kurzsichtig genug geschieht — keinen Vorwurf daraus machen, dass sie im Verfolgen ihrer eigenen Ideen, bei der Ausarbeitung ihres besonderen

---

[1]) Herr Claus wird mir hier gestatten, seine Angaben gerade so gut mit einem „sollen" zu begleiten, wie er sich seit Jahren bemüht, die meinigen durch dies Wort und selbst durch Fragezeichen oder andere hämische Wendungen dem Publicum seines Lehrbuches als fraglich zu bezeichnen. Ich möchte ihn zugleich auffordern, der geschichtlichen Wahrheit ein wenig treuer zu bleiben, als er es mir gegenüber in Bezug auf die Vergleichung der Anneliden mit den Wirbelthieren und die Entdeckung der Segmentalorgane bei den Haien, wohl aus Unkenntniss meiner einschlägigen Arbeiten thut (s. Zoologie, dritte Aufl., zweiter Bd., Wirbelthiere).

Systems der Vergleichung nicht Beobachtungen lieferten, welche zugleich zur Durchführung einer völlig veränderten Auffassung ausreichten. Immerhin aber kann doch soviel aus den angeführten Beobachtungen als ziemlich sicher und durchgreifend erschlossen werden, dass bei den Arthropoden so gut, wie bei den Vertebraten der Rumpf der Regel nach früher auftritt, als der Kopf, dass beide Abschnitte sich von vorn nach hinten segmentiren, und dass dabei auch das jüngste Kopfsegment an ein älteres (erstes) Rumpfsegment anstossen muss. Am schärfsten ist dieser Typus bei den Anneliden ausgeprägt; denn sowohl bei den durch Knospung, wie bei den aus dem Ei entstandenen Zooiden hat die Zahl der Rumpfsegmente eine bedeutende Höhe erreicht, ehe sich der Kopf in alle seine Ursegmente gegliedert hat. Verwischt wird derselbe aber auch schon bei den Blutegeln unter den Anneliden — wenigstens nach den vorliegenden Untersuchungen zu schliessen —, vielleicht auch bei Lumbricus; bei Wirbelthieren und Arthropoden wird das zeitliche Intervall oft so klein, dass es nur noch schwer zu erkennen ist. Aber es lässt sich dennoch auch hier nachweisen, und wo dies jetzt noch nicht gelingt, dürfte es wohl nur an dem ungenügenden Beobachtungsmaterial liegen.

Das hier formulirte Gesetz der Gliederung von Kopf und Rumpf bei den gegliederten Thierclassen wird die sicherste Basis abgeben können für den Versuch, auch speciellere Homologieen beider Abschnitte aufzudecken und die Wirbeltheorie des Kopfes der Vertebraten durch eine Vergleichung mit der Segmentation des Kopfes der Anneliden und Arthropoden sicherer zu begründen, als dies bisher möglich war. Ich werde in dieser Meinung bestärkt durch die Thatsache, dass die Zahl der Rumpfsegmente bei allen gegliederten Thierclassen ungemein variabel und oft sehr gross, die Menge der Kopfsegmente aber meistens sehr klein ist, nemlich 4—7. Eine Ausnahme hiervon machen vielleicht einige Anneliden, ferner die Cyclostomen und zwei Thierformen, die ich als Uebergangsglieder zwischen den jetzt lebenden echten gegliederten Thieren, deren gegliederten ausgestorbenen Urformen und den von diesen abgezweigten kaum mehr gegliederten Thieren (Ascidien etc.) ansehen muss: Balanoglossus und Amphioxus. Beide[1]) befolgen das Gesetz der Annelidensegmentirung und des Gegensatzes von Kopf und Rumpf; bei beiden ist die hinterste Kopfkiemenspalte die jüngste und es ist ferner die Zahl ihrer Kiemenspalten — also der Kopfsegmente — eine ungemein grosse. Der schroffe Gegensatz von Kopf und Rumpf ist

[1]) Agassiz, The History of Balanoglossus and Tornaria. Memoirs Americ. Academy of Arts and Sciences, 1873, Vol. IX.

Kowalewsky, Entwickelungsgeschichte von Amphioxus.

hier gemildert, die beiden Abschnitte sind gleichwerthiger, als bei den echten gegliederten Thieren; darin liegt ein primitiver Character, wie man ihn gerade bei solchen, den Urformen wahrscheinlich am nächsten stehenden Thieren zu finden erwarten sollte.

Aus demselben Grunde aber müssen wir umgekehrt die Reduction, wie sie in der Segmentzahl des Kopfes eintritt, als ein Zeichen höherer Ausbildung[1]) ansehen, insofern dadurch der früher nur schwach angedeutete Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf stärker ausgebildet und jeder der beiden Abschnitte nach dem Princip der Arbeitstheilung zur Ausübung seiner besonderen Leistungen besser befähigt wird. Wir können dem entsprechend auch erwarten, dass bei den niedriger stehenden Formen der Gegensatz weniger scharf ausgeprägt sein werde d. h. wir müssen für diesen Fall voraussetzen, dass je tiefer eine Thiergruppe steht, die Zahl ihrer Kopfsegmente grösser und variabler sei. Das so formulirte Princip der Kopftheorie der gegliederten Thiere erhält durch die Thatsachen seine Bestätigung. Unter den Wirbelthieren finden wir nur bei der niedrigsten Classe eine grössere Zahl von Kopfsegmenten (sieben bei Plagiostomen, bei den Cyclostomen wahrscheinlich noch mehr); für die übrigen Vertebraten von den Amphibien an scheint der Kopf wohl immer oder doch meistens vier Segmente zu besitzen (Götte, Dursy). Unter den Gliederfüsslern sind es wieder die Crustaceen, welche sich durch die überhaupt grössere Zahl und die bedeutendere Variabilität ihrer Kopfsegmente auszeichnen, während bei den höchst entwickelten Arthropoden, den Insecten, der Kopf durchgängig vier Segmente besitzt. Bei den Anneliden lässt sich allerdings einstweilen nicht viel Sicheres sagen, denn die bisher geübte Unterscheidung von Kopf und Körper ruht auf zu unsicherer willkürlich gewählter Basis. Doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass hier neben sehr starken Reductionen in der Zahl (Blutegel, Regenwurm?) doch auch recht zahlreiche Kopfsegmente z. B. bei den Serpuliden vorkommen mögen. Schliesst man den Anneliden, wie ich es thue, die Enteropneusti (Balanoglossus) an, so wird die Menge der Kopfsegmente hier die überhaupt grösste, da man berechtigt ist, sie nach der Zahl der Kiemenspalten zu bestimmen. Während ferner die höchsten Wirbelthiere und Arthropoden eine grosse Constanz ihrer Kopfsegmentzahl aufweisen, zeigen — dem allgemeinen Princip entsprechend — die Anneliden auch hierin eine grosse Variabilität. Denn bei den Naiden schwankt die Zahl der Kopfsegmente zwischen drei und sechs (sieben?), obgleich sie sicherlich mit zu den höchststehenden Anneliden ge-

[1]) Dies ist nicht mit dem ganz metaphysischen Begriff der „Cephalization“ bei Dana zu verwechseln.

hören; ja es scheint sogar, als ob die Zahl der Kopfsegmente nicht einmal für die Individuen derselben Art ganz constant sei. Denn Ray Lankester [1]) giebt an, dass die englischen Naiden ausnahmslos fünf Paar Bauchborsten am Kopfe besässen — abgesehen von den Genitalborsten —, denen keine Rückenborsten entsprächen; da nun alle Rumpfsegmente Rückenborsten haben, und Lankester dieselben Arten für England anführt, die hier in Deutschland ausnahmslos vier Kopfsegmente besitzen; so würde, wenn sich die Richtigkeit der Lankester'schen Artbestimmung und Beobachtung erweisen sollte, hiedurch der Beweis geliefert sein, dass dieselbe Nais hier in Deutschland vier, in England aber fünf Kopfsegmente besässe. Dies klingt unglaublich; wenn man indessen bedenkt, dass ich noch viel stärkere Variationen in der Zahl der Rumpfsegmente bei Chaetogaster diaphanus nachgewiesen habe — je nachdem die Exemplare in Kissingen oder hier in Würzburg oder zu verschiedenen Jahreszeiten gefangen worden waren —, so kann man die Möglichkeit ähnlicher Abweichungen in der Zahl der Kopfsegmente nicht von der Hand weisen.

Von der so gegebenen Grundlage aus dürfte es, wie mir scheint, gelingen, die Wirbeltheorie des Schädels als Segmenttheorie des Kopfes aufzufassen und von den Wirbelthieren auf die drei gegliederten Thierclassen auszudehnen. Diese Andeutung weiter auszuführen, scheint mir einstweilen nicht passend zu sein.

§. 14. Strobilation und Segmentation.

In dem vorhergehenden Capitel ist festgestellt worden, dass bei den drei gegliederten Thierclassen eine doppelte Art der Gliederung des Thierkörpers in einzelne Abschnitte in durchaus identischer Weise erfolgt. Die Ausbildung der Ursegmente (Urwirbel) beginnt am Rumpftheil, wie am Kopf zuerst vorne; in beiden Abschnitten ist das hinterste Segment das jüngste. Die beiden aber — Kopf wie Rumpf — entstehen nicht in gleicher Wachsthumsfolge; fast immer tritt der Rumpf früher auf als der Kopf. Auch die scheinbar von den Arthropoden gelieferte Ausnahme liess sich in einigen Fällen (Neuropteren) als nicht bestehend nachweisen, in anderen (Insecten, Myriapoden) doch auf das allgemeine Schema zurückführen; denn auch bei diesen schieben sich oft einige und zwar die hintersten Kopfsegmente zwischen die vorderen und das erste, älteste Rumpfsegment ein.

---

[1]) Ray Lankester, On distinct larval and sexual forms in the gemmiparous oligochaetous Worms. Ann. Mag. N. H., 1869, Val IV. Ser., pag. 102 etc.

Dieser Gegensatz ist schon vor langer Zeit M. Edwards aufgefallen. In seinen Beiträgen zur Entwickelungsgeschichte der Anneliden berichtet er über die Knospung von Myrianida, deren Colonien nach seiner Abbildung (s. Taf. XV, Fig. 20, copirt nach M. Edw.) mitunter aus sechs Zooiden bestehen, und dann ungemein an eine Proglottidenbildung erinnern. Aber er vergleicht nichts desto weniger ein ganzes Thier mit einem einzelnen Segment, wundert sich über die Umkehrung in der Zeitfolge der ersten Segmente und der Zooide und sucht diesen Gegensatz auf mir ganz unverständliche Weise zu eliminiren. Es ist überflüssig, hier genauer auf diesen Versuch einzugehen. Genug, dass M. Edwards den Gegensatz bemerkte, der darin besteht, dass bei der Bildung der Segmente eines Wurmes das hinterste Glied immer auch das jüngste, dagegen bei der Entstehung der Zooide einer durch Knospung entstandenen Kette d. h. also bei Strobilation das jüngste Zooid immer das vorderste unter den durch Aufammung entstandenen ist.

Dass dieser Gegensatz in der That ein typischer und durchgreifender ist, wird eben am Besten durch die knospenden Anneliden bewiesen. Angenommen, es fände eine Segmentation weder am wachsenden freien Afterende, noch in den zwei Abschnitten einer Knospungszone statt und es blieben sämmtliche aus dem Vorderthier entspringenden Zooide mit diesem in Verbindung, so würde das vorderste zu der ganzen Kette anhängender Zooide (bei Myrianida) genau in demselben Verhältnisse stehen, wie der Scolex eines Bandwurmes zu der Proglottidenkette (s. Taf. XV, Fig. 14, 17, 20). Hier, wie dort, wäre das hinterste Thier das älteste, das jüngste aber auch das vorderste der durch Knospung am überhaupt ältesten aus der primären Larve entstandenen Thiere erzeugten Zooide. Abwesenheit oder Vorhandensein des Darmcanals und Afters bedingen keinen Unterschied. Ganz das gleiche Verhältniss zeigt jede Strobila eines Bandwurmes oder eines Polypen (Taf. XV, Fig. 17, 19). Man kann daher jeden für sich entstehenden Abschnitt einer Naidenkette mit einer Proglottis, die ganze Kette der Proglottidenkette einer Taenie oder einer Strobila vergleichen, den hierin ausgeprägten Vorgang aber als Strobilation bezeichnen.

Diesem aber steht die Segmentation[1]) der gegliederten Thiere

[1]) Mit dem starken Betonen des allgemeinen Werthes der Segmentation ist aber natürlich nicht gesagt — wie vielleicht angenommen werden möchte —, dass nach meiner Auffassung sie allein den Beweis für die typische Zusammengehörigkeit der gegliederten Thiere liefern könne. Ich gebe unbedingt zu, dass die segmentale Gliederung eines Thieres nichts beweist, wenn gezeigt werden kann, dass der Typus eines solchen mit dem eines andern geliederten Thieres nicht übereinstimmt; aus

schroff gegenüber; denn bei ihr ist es ausnahmslos das hinterste oder Analsegment, aus welchem die erst weiter nach vorn zu sich gliedernde Keimanlage zu den Ursegmenten gebildet wird und es ist im schroffsten Gegensatz zu der Strobilation das vorderste Glied eines Anneliden-Rumpfes immer und ausnahmslos das älteste. Man hat allerdings häufig beide Vorgänge miteinander identificirt und als Metamerenbildung bezeichnet. Will man dies Wort nur ganz allgemein anwenden, auf die Folge einzelner, mehr oder minder ähnlicher Abschnitte des Körpers, so ist dagegen natürlich nichts einzuwenden. Dann aber ist dies Wort eben nur ein Wort. Will man jedoch, wie das mitunter geschieht, damit sagen, dass die Metamerenbildung bei den Taenien ein mit der Metamerenbildung bei den Anneliden identischer Bildungsvorgang neuer Zooide sei, dass also im Grunde ein Ringelwurm einer Bandwurmkette, ein Segment jenes ersten einer Proglottis der letzteren morphologisch gleich sei: so hat man damit eben nur bewiesen, dass man mit jenem Wort durchaus kein Verständniss der beiden so grundverschiedenen Vorgänge gewonnen habe. Den Taenien kommt eben keine Segmentation zu, denn diese ist dadurch bezeichnet, dass das jüngste Glied immer das hinterste ist; eine wirkliche Segmentation kommt nur bei den drei gegliederten Thierclassen, den Anneliden, Arthropoden und Vertebraten und dann noch einigen andern, von diesen abgeleiteten, oder zu ihnen hinführenden, aber nicht mehr so streng gegliederten Thiergruppen vor. Der Beweis aber, dass beide Vorgänge nicht identisch sind, wird schlagend dadurch geliefert, dass sie in deutlichster Weise erkennbar bei verschiedenen Anneliden neben und gleichzeitig mit einander auftreten [1]).

---

dieser Ueberzeugung entspringt mein Widerspruch gegen die, übrigens ganz alte*), Hypothese von den Wurmcolonien der Echinodermen. Hielte ich die Segmentation allein, oder die Segmentalorgane für beweisend, so würde ich mir nicht weiter Mühe gegeben haben, Homologien zwischen Wirbelthieren und Anneliden aufzusuchen. Das Auffinden zahlreicher, bisher gänzlich unbekannter Aehnlichkeiten und Identitäten zwischen diesen Thiergruppen zeigt, dass ich Recht hatte, die Segmentalorgane als Wegweiser zu benutzen.

*) Blainville, Considérations s. l. organes de la génération. Bulletin d. Sciences 1818 p. 155: „Dans les animaux actinomorphes ou à forme radiaire, l'appareil de génération en aussi grand nombre, qu'il y a d'appendices ou de rayons, est évidemment pair, comme dans les Astéries, les Oursins, les Méduses, les Polypes même . . . . . animaux, que l'on peut réellement regarder comme composés d'un certain nombre d'autres, qui se sont disposés autour d'un centre." Freund Vogt wird wohl meinen, dass ich meiner Rolle als Anabaptist treu bleibe.

[1]) Wollte man, um den Vergleich der Anneliden und Taenien zu retten, diese umkehren und ihr Vorderende zum Hinterende machen, so wäre das nur ein Wortspiel; es würde die Taenienstrobilation dann echte Segmentation, aber die Strobilation der Anneliden d. h. also das Auftreten verschieden alter nach der entgegengesetzten Richtung hin wachsender Abschnitte, welche abwechselnd zum Kopf- und Rumpftheil eines neuen Zooids werden, fehlte dann doch wieder. Die Taenien segmentiren oder

Die Strobilation tritt dagegen bei den Cestoden, und den Coelenteraten ein, und zwar ohne alle Verbindung mit echter Segmentation. Und wenn wir uns nun die Thiere jener ersten Gruppe ansehen, bei welchen Strobilation und Segmentation miteinander vereinigt sind, so zeigen sie alle eine weitere Eigenthümlichkeit; es wird ihre Segmentation ausnahmslos durch einen in einem ursprünglich ungegliederten Thier (oder Keim) auftretenden Keimstreif eingeleitet, dessen Entstehung in der Knospe oder am freien Afterende eine bis ins Einzelne genaue Wiederholung des embryonalen Vorganges zeigt. Umgekehrt bildet sich bei der Strobilation jener andern Gruppe nie ein Keimstreif aus [1]) und der neu entstandene, ausschliesslich als Knospe ohne Keimstreif an der Amme gewachsene Abschnitt (die Proglottis) zeigt nie die Segmentirung.

Es folgt hieraus, dass die verschiedenen Rumpf- und Kopfzonen einer Naidenkette je einer ungegliederten Proglottis anfänglich zu vergleichen sind, und dass die durch den Keimstreif begonnene Ursegmentbildung oder Segmentirung als ein zweiter, in dem Proglottis-Aequivalent auftretender Bildungsvorgang aufzufassen ist. Die einfache ungegliederte Knospungszone entspricht somit auch der ungegliederten Wurmlarve, in welcher erst durch den Keimstreif die Segmentirung eingeleitet wird.

Aber bei den Anneliden bleibt die Strobilation ein hervorstechender, wenngleich auch nicht mehr in solcher Schärfe ganz constanter Charakter; schon bei vielen Arten scheint sie auf die Erzeugung zweier Proglottiden in einem Keim beschränkt zu sein, und selbst die häufige Kettenbildung ist, wie es scheint, bei keinem Ringelwurm dauernd, da sie bei Eintritt der Geschlechtsreife aufzuhören pflegt. Was aber bei allen Gliederthieren ohne Ausnahme doch an die Proglottidenketten der Bandwürmer erinnert, das ist die Thatsache, dass jedes Zooid eines Wirbelthieres, Anneliden oder

theilen sich eben nur nach einer Richtung hin, die gegliederten Thiere nach zwei diametral entgegengesetzten; hier sind immer Kopf und Rumpf vorhanden, und jeder der beiden Abschnitte gliedert sich selbständig, dort bei Taenia fehlt den Proglottiden der Kopf, und sie segmentiren sich nie.

[1]) Der ältere v. Beneden, welcher, wenn ich nicht irre, zuerst für den bei Bandwürmern und Hydroiden beobachteten Vorgang der Proglottidenbildung das Wort Strobilation gebraucht, weist ausdrücklich darauf hin, dass das hinterste älteste Glied nicht eine Knospe, sondern ein Theilstück des Thieres ist (Note s. l. Strobilation d. Scyphistomes Ann. d. Sc. N. 1859, 4. Sér. Vol. XI, p. 154). Den als Vorläufer der Segmentbildung auftretenden Keimstreifen der gegliederten Thiere aber muss man als innere Knospe auffassen, da in zahlreichen Fällen die Blase, in welcher derselbe auftritt, ein vollständiges Thier ist (Wurmlarve, Nephelis-Embryo, Pilidium, Nauplius etc.) und alle Uebergänge zu der ruhenden gänzlich undifferenzirten Keimblase erkennen lässt.

Arthropoden aus zwei Abschnitten besteht — Kopf und Rumpf —, welche in der Art ihrer Entstehung aus dem ungegliederten Embryo oder Larve durchaus den Proglottiden gleichen. Wir können also alle gegliederten Thiere auffassen als entstanden durch Verwachsung zweier Proglottiden, deren Segmentirung durch einen Keimstreifen eingeleitet wird nach dem Gesetze der Annelidensegmentirung, von denen aber die vordere Proglottis (Kopfzone) ganz andere Umbildungen erfährt, als die hintere (Rumpfzone).

Es erscheint mir zweckmässig, die hier formulirte Auffassung — die man kurz als Proglottidentheorie der gegliederten Thiere bezeichnen könnte — durch ein Schema zu versinnlichen. In den auf Taf. XV gegebenen Bildern entspricht die Fig. 17 einer Taenienkette, Fig. 14 einer Annelidenkette (Nais, Myrianida, Syllis etc.). Die einzelnen Abschnitte — Segmente, wie Proglottiden — sind durch Figuren bezeichnet, welche zwei gleiche lange, zwei ungleiche kurze Seiten haben; die kürzeste der beiden letzteren ist immer so gerichtet, dass sie gegen die Ursprungsstätte hinsieht. Zugleich sind die den ältesten Proglottiden oder Segmenten entsprechenden Figuren auch immer die grössten, die kleinsten auch die jüngsten. Dies Schema zeigt ohne Weiteres die Uebereinstimmung in Bezug auf Strobilation und Segmentation und den scharfen Gegensatz beider Vorgänge. Bei der Naidenkette (Taf. XV, Fig. 16) spielt das älteste, vorderste Zooid (A) dieselbe Rolle für B, B_1, B_2 — A_1, A_2 etc., wie in der Bandwurmkette der Scolex; nur besteht hier insofern ein Unterschied, als jedes Zooid einer geschlechtslosen Nais, welches eben durch Aufammung entstanden ist, auch wieder von Neuem an seinem Hinterende Knospen treiben kann. Worauf dies beruht, ist in den vorhergehenden Capiteln zur Genüge erörtert worden. Würde aber diese Fähigkeit der Knospentreibung nur dem vordersten und ältesten, aus dem Ei entstandenen Zooid zukommen, so wäre die Uebereinstimmung — abgesehen von der Segmentation der Proglottiden — mit einer Bandwurmkette vollständig. Dies scheint nun in der That bei einigen knospenden Anneliden einzutreten, bei denen Geschlechtsstoffe nie in dem vordersten, als Amme für die ganze Kette fungirenden Zooid (Myrianida, Taf. XV, Fig. 14, 20), sondern immer nur in den aufgeammten Zooiden zur Ausbildung kommen und zweitens auch bei Nais proboscidea. Bei Nais und Chaetogaster dagegen treten Geschlechtsdrüsen sowohl in den hinteren Kopfsegmenten, wie in den vorderen Rumpfsegmenten auf, und hier ist es nach meinen gewöhnlichen Erfahrungen immer das erste, älteste Zooid, welches geschlechtlich wird, während es gleichzeitig am Hinterende noch Knospen zu treiben vermag.

Ein wesentlicher Unterschied besteht indessen zwischen den nur aus zwei Proglottiden bestehenden Ketten eines Wirbelthiers, Gliederfüsslers

oder eines nicht durch Knospung sich vermehrenden Ringelwurms, und einer Nais oder Taenien-Strobila. Im letzteren Falle sitzt die Kette junger Zooide äusserlich an dem als Amme fungirenden Kopf oder Thier; dort entsteht der Keimstreif, dessen zwei Hauptabtheilungen ich als Proglottiden auffasse, innerhalb einer Larve oder einer Keimblase. Dieser Unterschied hebt indessen, wie mir scheint, die doch vorhandene Aehnlichkeit nicht auf; denn er ist nur ein gradueller. Bei Coelenteraten können Knospen an durchaus verschiedenen Körperstellen auftreten, doch aber sich in ganz gleich gestaltete Zooide umwandeln, bei den Platyelmia treten bald nur äussere Knospen (Taenien), bald nur innere (Trematoden) auf; trotzdem stellt man die einander sonst entsprechenden Zooide gleich, so z. B. ein Distomum der reifen Proglottis eines Bandwurms, obgleich die eine als äussere, die andere als innere Knospe gebildet wurde. Es kann also auch für die gegliederten Thiere keine Schwierigkeit bestehen, die beiden in einer Keimblase entstehenden Haupt-Abschnitte des Keimstreifens mit den beiden eines neuen Naiden-Zooids zu identificiren, d. h. natürlich nur der Art des Auftretens nach. Diese aber ist durch das Wort Strobilation hinreichend bezeichnet. Bei den Cestoden und Trematoden aber tritt eben nur die (äussere oder innere) Strobilation, nie aber die eigentliche Segmentation auf; es giebt weder segmentirte Bandwurmglieder, noch segmentirte Trematoden oder Trematodenlarven. Bei keinem Plattwurm (Cestode, Trematode oder Turbellarie) findet eine echte, von vorn nach hinten fortschreitende Segmentation [1] statt. Diese aber ist — neben der mehr oder minder deutlich ausgeprägten Strobilation — ungemein charakteristisch für alle gegliederten Thierformen, und sie wird dies vor Allem dadurch, dass sie — abgesehen von einigen abweichenden und wohl rückgebildeten Formen — meistens mit dem durch die Strobilation bedingten Gegensatz von Kopf und Rumpf verbunden ist. Selbst die wohl sicher bei Insecten in der Zeitfolge der einzelnen Segmente eintretende Verwischung dieses Typus kann ihn als solchen doch nicht aufheben; denn es war auch dann immer möglich, zu zeigen, dass der ungegliederte Keimstreif des Rumpfes immer früher auftritt, als der des Kopfes, und dass somit die scheinbar gleichmässige Reihenfolge der Segmente vom ersten Kopfsegment bis zum hintersten Schwanzglied nur darauf beruht, dass die Segmentirung des eigentlich jüngeren Kopftheils früher vollendet wird, als die des ursprüng-

[1]) Manche Rhabdocoelen sollen sich durch Theilung vermehren. Streng genommen ist das nicht richtig; so finde ich bei Microstomum (zwei Arten) sowohl Andeutungen eines Keimstreifens, wie von Segmentation. Die Art indessen, wie beide auftreten, ist so sehr von derjenigen der typisch gegliederten Thiere verschieden, dass ich hier nicht näher darauf eingehen kann. Weiter unten werde ich dazu Gelegenheit finden.

lich älteren Rumpftheils beginnt. Die Strobilation ist also auch in solchen Fällen noch vorhanden; aber sie tritt nicht mehr so hervor, wie in den typisch ausgebildeten Fällen, in welchen der schon anfänglich durch die primäre Anlage und Wachsthumsrichtung des Keimstreifens bedingte Gegensatz noch schärfer hervorgehoben wird durch die in jedem Abschnitt (Kopf und Rumpf) für sich auftretende Segmentation und durch die scharfe Ausprägung der Strobilation.

Ich halte es nicht für überflüssig, hier mich gegen eine Unterstellung zu verwahren, die man mir wahrscheinlich unter Hinweis auf die Benutzung des Wortes „Proglottis" machen wird: dass ich in ganz unberechtigter Weise Thiere mit Leibeshöhle, Nervensystem etc. mit solchen, welche derselben entbehren, direct verglichen habe. Ich könnte einmal darauf hindeuten, dass man ein Distomum mit einer Taenien-Proglottis morphologisch identificirt, obgleich jenes viele Organe besitzt, welche dieser fehlen. Ich thue dies indessen nicht, weil es mir, wenigstens in diesem Abschnitt, gar nicht darauf ankommt, meine früher gegebenen Andeutungen über die ungegliederte Urform aller Metazoen weiter auszuführen. Durch die Benutzung jenes Wortes, welches in ganz bestimmtem morphologischen Sinne gebraucht wird, wollte ich eben nur den Gegensatz scharf bezeichnen, wie er bei allen gegliederten Thieren in gleicher Art zwischen der Entstehungsweise der zwei Hauptabschnitte eines geschlechtlichen Zooids und der Gliederungsweise jedes dieser beiden Abschnitte besteht. Dieser Gegensatz aber ist bei Wirbelthieren, Gliederfüsslern und Anneliden gleich scharf ausgesprochen; ihn nicht sehen wollen, heisst sich absichtlich blenden.

Aus gewissen Gründen halte ich es ferner für nutzlos, jetzt schon auf die Sipunculiden, Nematoden, Echinodermen und andere Thiere einzugehen; denn ich habe mir einstweilen nur die Aufgabe gestellt, die drei scharf gegliederten Thierclassen auf ihre Aehnlichkeiten und Unähnlichkeiten zu prüfen. Die dabei gewonnenen Resultate können in keiner Weise modificirt werden durch den etwa zu machenden Einwand, dass doch bei anderen Würmern, als den Anneliden, eben nur ein Gehirn bekannt sei, welches man desshalb auch nur dem Gehirn der Wirbelthiere vergleichen könne. Ich will einmal annehmen, es sei dies richtig; was wird dadurch bewiesen? Doch nur, dass bei diesen Würmern ein grosser Theil des sonst bei Wirbelthieren und allen Gliederthieren vorkommenden Nervensystems nicht zur vollen Ausbildung gekommen sei, aber doch wahrlich nicht, dass nun das dorsale Schlundganglion der Anneliden auch allein dem Gehirn und Rückenmark der Vertebraten zu vergleichen wäre. Es mag also die Antwort auf die eben als Einwurf gestellte Frage — und andere ähnlich leichten Schlages — so oder so ausfallen: die einmal zwischen den drei gegliederten

Thierclassen aufgefundenen Aehnlichkeiten und die durch sie begründeten Homologien können in keiner Weise angefochten werden durch den billigen Einwand, dass damit noch keine Homologien zwischen gegliederten und ungegliederten Thieren aufgestellt worden seien. Meine Aufgabe war zunächst, für jene gegliederten Thiere Homologien zu finden; ich glaube sie gelöst zu haben. Ist damit aber irgend etwas darüber entschieden, welcher Art nun die Homologien zwischen ihnen und den ungegliederten Thieren sein müssten? Ich denke, nein.

Die gleichen Bemerkungen gelten auch in Hinblick auf eine an die obige Erörterung sich anknüpfende Frage: ob denn die Aehnlichkeit, welche so klar bei Wirbelthieren, Anneliden und Arthropoden in der Strobilation und Segmentation ausgesprochen ist, sich auch noch weiter zurück verfolgen lässt, wenn man die Theile ins Auge fasst, in oder aus denen auf jenem doppelten Wege die aus Kopf und Rumpf bestehenden Zooide entstehen. Wir hatten gesehen, dass nicht blos die Vorgänge der Gliederfolge, sondern auch die Keimblätterbildung, Entstehung des Nervensystems, der Muskulatur, des Kopfdarms etc. typisch gleich sind bei den drei Gliederthierclassen. Dennoch scheint in den ersten Embryonalstadien bei ihnen ein sehr grosser Unterschied obzuwalten, der aber doch, wie ich glaube, ziemlich leicht als nur scheinbar erwiesen werden kann.

Keimblase eines Säugethiers, Nauplius eines Cyclops und eine telotroche Larve eines Anneliden miteinander morphologisch gleichstellen zu wollen, möchte Manchen gewagt erscheinen. Wenn man sich indessen ihr Verhältniss zu den in und an ihnen stattfindenden Umbildungen vergegenwärtigt, so wird man, denke ich, mir Recht geben, wenn ich sage, dass alle diese genannten Theile, kurz die ungegliederte Keimblase sich in allen drei Thierclassen gleichartig zu den Embryonalanlagen des einzelnen Thieres verhält; auch ist der gleiche Gedanke schon mehrfach, so z. B. von Leuckart (Parasiten), von M. Edwards u. A. ausgesprochen worden. Es ist nicht zu läugnen, dass die Keimblase der Wirbelthiere (mit und ohne Dotter) keine besonderen Organe enthält, wie doch der Nauplius oder die Wurmlarve. Aber dies hängt offenbar mit der besondern Art der Umbildung jener Keimblase zusammen; sie ist eben ein Organ für die Bildung des Embryos geworden, da es weder, wie jene Larven, sich vollständig zu bewegen oder zum Ersatz der mangelnden Reservenährstoffe (Dotter etc.) Nahrung zu suchen hat. Auch findet Niemand eine Schwierigkeit darin, die wimpernde Larve des Amphioxus der Keimblase der Wirbelthiere zu vergleichen, obgleich die Verschiedenheit zwischen beiden genau dieselbe ist, wie sie etwa zwischen Nauplius und Keimblase besteht.

Auch Nauplius und Wurmlarve sind nach ihren Organen recht sehr

verschieden, das leidet keinen Zweifel. Es fragt sich indessen, ob diese Gegensätze nicht doch einmal versöhnt werden mögen. Aber für die hier allein ventilirte Frage ist es ziemlich gleichgültig, ob der Nachweis gelingen dürfte, die Krebslarve auf eine Wurmlarve zu reduciren oder ob nicht; wesentlich ist nur, dass wohl nie die primäre Larve[1]) (Nauplius oder Wurmlarve) durch einen sich gliedernden Keimstreif angelegt wird, sondern direct aus der Keimblase entsteht. In diesem ungegliederten Larvenstadium erst tritt die Segmentbildung am Keimstreifen auf und zwar genau, wie in der Keimblase der Wirbelthiere. Zum Ueberfluss giebt es aber auch bei den Arthropoden alle Uebergänge zwischen einer frei lebenden Keimblase — die nun zur Larve wird — und einer echten, welche im Ei als einfache Keimblase ohne alle Organe dem Keimstreifen Ursprung giebt. Die meisten Insecten haben eine echte Keimblase, wie die Vögel, Säugethiere, Reptilien; auch manchen Krebsen kommt sie zu (Astacus etc.). Dann haben wir in den Larvenformen gewisser parasitischer Hymenopteren ruhende Keimblasen, welche aber doch noch deutliche Spuren echter Larvenorgane aufweisen (Platygaster etc.); von diesen zu einem frei schwimmenden Nauplius ist nur ein Schritt.

Wir können hiernach mit grosser Wahrscheinlichkeit die ruhenden Keimblasen als umgebildete, ihrer Larvenorgane mehr oder minder stark beraubte Larven auffassen; und wenn wir dies thun, und von solchem Gesichtspunkt aus die Entstehung eines gegliederten Thieres aus seinem Keimstreifen heraus in allen drei Classen vergleichen, so finden wir absolute Identität der Vorgänge, d. h. der den allgemeinen Typus bestimmenden. Es versteht sich von selbst, dass gewisse Differenzen im Aufbau und in der Umbildung der einzelnen Organe stattfinden müssen; denn sonst würde nicht blos der Typus z. B. der Anneliden und Wirbelthiere identisch sein, sondern sie wären auch als solche gleich, es wären Wirbelthiere Anneliden und umgekehrt. Aber wohl ist der Typus beider identisch; diesen hier noch einmal zu beschreiben, dürfte wohl überflüssig sein. Nur auf das eine Resultat dieses Abschnittes muss ich mit Nachdruck abermals hinweisen: Kopf und Rumpf entstehen bei allen drei typisch gegliederten Thierclassen genau auf dieselbe Weise innerhalb einer (frei lebenden oder ruhenden) Keimblase aus zwei verschieden angelegten, zeitlich nach der Weise der Strobilation

---

[1]) Der Nauplius der Sacculina soll nach E. v. Beneden aus einem Keimstreifen entstehen. Ich finde indessen weder bei ihm (Développement des Sacculines. Bull. Acad. roy. d. Belg. 1870), noch in der Arbeit von Hoek (Embryologie von Balanus Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III. 1876) Angaben, welche bewiesen, dass die bauchständige Ectodermverdickung, aus welcher die drei Naupliusbeine hervorgehen, dem später auftretenden Keimstreifen gleich zu stellen sei.

auftretenden, und nach der Art der Segmentation sich in Ursegmente auflösenden Keimstreifen.

§. 15. Das Nervensystem der gegliederten Thiere.

Je nach den beiden Abschnitten des Körpers verhält sich das Nervensystem einer Nais ganz verschieden. Es empfiehlt sich, diesen Gegensatz der Vergleichung zu Grunde zu legen.

A. Die Ganglienkette der Gliederthiere im Rumpftheil.

Durch die ausführliche Schilderung der Entstehung des Nervensystems am freien wachsenden Hinterende einer Nais ist der Nachweis geliefert worden, dass in einem Ganglienknoten des Bauchmarks der Anneliden zweierlei Abtheilungen ihrem Ursprung nach scharf unterschieden sind: das centrale und die beiden seitlichen Ganglien. Es wurde ferner nachgewiesen, dass nur diese beiden ursprünglich segmentirt aus den medialen Parthien der Ursegmente des Mesoderms hervorgehen, jenes aber als Ectodermverdickung gänzlich ungegliedert entsteht, und dass seine mitunter eintretende Gliederung secundär durch nachweisbar stattfindende Verlängerung der Segmente hervorgerufen wird. Nur bei Chaetogaster treten Ursegmente und einzelne Ganglien gleichzeitig in den beiden Keimstreifhälften auf.

Genau das gleiche Verhalten aber wie Nais zeigt auch das Rumpfnervensystem der Wirbelthiere: das Rückenmark mit den ihm eng verbundenen Spinalganglien und Spinalnerven. Jenes entsteht direct aus dem Ectoderm, diese aber aus den gleich anfangs segmentirten Ursegmenten (abgesehen einstweilen von den Haien nach Balfour). Es ist also dem Rückenmark der Wirbelthiere nur der centrale Ganglienzellenstrang homolog, den Spinalganglien aber die seitlichen Ganglien der letzteren. Es stimmt mit dieser Gleichstellung die Thatsache, dass auch die im Rumpftheil der Ganglienkette abtretenden Nerven den Bau von Spinalnerven besitzen: sie werden durch Verschmelzung zweier aus den beiden Längssträngen entspringenden Wurzeln gebildet.

Allerdings könnten gegen diese Auffassung allerlei Einwände erhoben werden. Man würde erstlich auf die Rohrnatur des Rückenmarks hinweisen können, welche bei Anneliden nie vorzukommen scheint. Aber es ist dies doch wohl ein secundär acquirirter Charakter der Vertebraten; denn es entsteht, wie bekannt, das Rückenmarkrohr der Knochenfische auf andere Weise, als bei den übrigen Wirbelthieren, durch Aushöhlung einer ursprünglich soliden Ectodermverdickung, welche sich von der äusseren Lage des Ectoderms (der späteren Epidermis) einfach durch Spaltung abgehoben hat. Ganz ebenso

aber entsteht die neurale Ectodermknospe der Naiden; auch sie ist ein ungegliederter, aus zwei deutlich erkennbaren symmetrischen Hälften bestehender Zellstrang, dessen äussere Schicht noch von der Epidermiszellenlage bedeckt ist. Wie bei den Knochenfischen verstreicht die primäre Neuralfurche auch bei den Naiden; eine äusserliche Furche, durch deren Schluss sich das neurale Rohr bildete, d. h. also eine eigentliche Rückenfurche kommt bei Knochenfischen, wie bei Naiden nicht vor. Während also bei den höheren Wirbelthieren Zellen der äusseren Ectodermschicht zum auskleidenden Epithel des Centralcanals werden, bildet sich dieses bei Knochenfischen aus Zellen, die einer tieferen Lage der neuralen Ectodermverdickung entstammen. Wir dürfen daher bei solchem Gegensatz die Rohrnatur nicht als den Typus bestimmend ansehen, müssen diesen vielmehr in der directen und gänzlich ungegliederten Abstammung aus dem Ectoderm suchen. Darin aber stimmen mit den Wirbelthieren die Anneliden überein, wie aus meinen, Kowalewsky's und Metschnikoff's Beobachtungen hervorgeht. Dagegen bildet sich — soweit wir wissen! — nie ein Centralcanal bei Anneliden aus, obgleich das regelmässige Auseinanderweichen der im Centrum der neuralen Ectodermverdickung bei Nais gelagerten Zellen fast den Anschein erweckt, als könnte hier leicht ein solcher entstehen (Taf. V, Fig. 5; Taf. VI, Fig. 9; Taf. VII, Fig. 3 etc.). Wenn wir nun in Betracht ziehen, dass er bei Knochenfischen in der That secundär in einem soliden Zellstrang entsteht durch Auseinanderweichen der einzelnen Zellen, so ist erstlich auf sein Fehlen im centralen Nervensystem der Anneliden kein Gewicht zu legen, andererseits auch nicht einmal die Möglichkeit ausgeschlossen, dass nicht doch noch irgendwo ein auf dem Bauche liegendes Nervenrohr bei irgend einem Ringelwurm gefunden werden möge. Natürlich werden wir dies nur da zu erwarten haben, wo, wie beim Regenwurm, das centrale Nervensystem beständig ungegliedert bleibt, also als ununterbrochener mehr oder minder dicker Zellstrang unter den zwei Längsnerven verläuft.

Es könnte ferner auf die bei sehr vielen Anneliden deutlichst vorhandene scharfe Gliederung ihres Centralnervensystems hingewiesen und daraus der morphologische Unterschied von dem der Wirbelthiere abgeleitet werden. Dieser Gegensatz ist unläugbar. Aber erstlich ist er gar nicht allgemein; denn die Fälle sind doch recht häufig, in denen diese Gliederung[1]) nie eintritt. Er ist ferner nicht typisch, denn ursprünglich ist

---

[1]) Nach Leydig bekanntlich bei Lumbricus, was ich bestätigen kann; unter den Meeresanneliden haben Ammotrypane und Maldane nach eigenen Beobachtungen, ferner Tyrrhena u. A. nach Claparède ein nicht in einzelne Knoten zerfälltes centrales Bauchmark.

die neurale Ectodermknospe auch bei den Naiden ganz ungegliedert, und es ist ohne Weiteres ersichtlich, dass ihre Umbildung in isolirte, durch Längscomissuren verbundene Ganglien durch das einseitige Wachsthum der Segmente bedingt wird. So ist z. B. bei N. barbata die Länge eines Segmentes im hinteren Theil, wo die neurale Ectodermknospe noch mit der Epidermis verbunden ist, aber doch schon Nervenfasern entwickelt hat (Taf. VIII, Fig. 12, 13), etwa 0,03 mm. lang, etwas weiter nach vorn, wo der Zellstrang bereits von der Epidermis durch die neurale Muskulatur abgetrennt ist und die Gliederung sich zu zeigen beginnt (Taf. VIII, Fig. 13), ungefähr 0,05 mm.; noch weiter vorn sind bei vollständiger Gliederung der Ganglienkette die Segmente 0,07—0,09 mm. lang. Sie sind also um das zwei- bis dreifache gewachsen. Ganz im Gegensatz dazu ist der Querschnitt der centralen Ganglienmasse von hinten nach vorn immer kleiner geworden, offenbar weil die Zahl ihrer Zellen sich nicht hinreichend vermehrt hat, um die allgemeine Längsstreckung unter gleich bleibendem Querschnitt auf der ganzen Länge des Nervensystems mitmachen zu können; schliesslich muss eine Auflösung der ursprünglich continuirlich fortstreichenden Zellmasse in einzelne Zellgruppen, die Ganglienknoten, erfolgen. Der Typus, wie er dem Rückenmark der Wirbelthiere eigen ist — die ungegliederte, mediane Entstehung aus dem Ectoderm — kommt also sicherlich vielen Anneliden zu und er lässt sich auch noch in der am meisten abweichenden Form des Nervensystems bei den Anneliden erkennen. Während er aber bei allen echten Wirbelthieren mit sehr unbedeutenden Modificationen in reinster Form festgehalten wird, geschieht dies bei den Anneliden nicht; vielmehr sehen wir bei diesen eine Labilität eintreten, wie sie überall da beobachtet wird, wo die latente Mannichfaltigkeit der Gestaltung und Function noch nicht in ihre einzelnen streng gesonderten und scharf ausgearbeiteten Richtungen zerlegt worden ist.

Einen andern Einwand gegen die von mir versuchte Homologisirung möchte man vielleicht den kürzlich im Auszug mitgetheilten Beobachtungen Balfour's [1]) über die Entstehung der Spinalganglien bei Haien entnehmen. Sie sollen nach diesem eifrigen Forscher nicht, wie man bisher allgemein angenommen hat, aus dem Mesoderm stammen, sondern in ganz wunderbar complicirter Weise aus dem Rückenmarksrohr selbst entstehen. Einstweilen ist über diese Angaben — die ohne alle Abbildungen kaum verständlich sind — nur zu sagen, dass man sie in keiner Weise mit den von anderen, doch auch einigermassen erprobten Embryologen gemachten Bemerkungen

---

[1]) Balfour, On the Development of the Spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. Proceed. Royal Society 1875, Nr. 165.

reimen kann; sie schlagen nicht blos diesen letzteren, sondern überhaupt allem bisher Bekannten so vollständig ins Gesicht, dass einstweilen Zweifel an ihrer Richtigkeit nicht blos erlaubt, sondern geboten erscheinen. Ein Urtheil ist in dieser Beziehung ohne genaue Abbildungen gar nicht zu gewinnen. Ohne wirklich vollgültigen Beweis kann ich aber Balfour's Behauptungen auch nicht als Argument gegen meine Parallelisirung der seitlichen Ganglien des Bauchmarks der Anneliden mit den Spinalganglien der Wirbelthiere gelten lassen; denn diese Gleichstellung basirt sich auf zahlreiche, von verschiedenen Embryologen älteren und neueren Datums und sicherer, erprobter Arbeitsleistung gelieferte Beobachtungen und diese begleitende bildliche Beweismittel. Die Zurückweisung meines Versuches dagegen würde, wenn allein auf Balfour gestützt, wohl kaum als gut gegründet angesehen werden können, wenn nicht etwa von denen, welche meinen, dass jede neueste Untersuchung auch immer das Beste geliefert haben müsse. Damit bestreite ich natürlich nicht die Richtigkeit der Balfour'schen Beobachtungen, sondern nur die absolute Gültigkeit der aus ihnen gezogenen Schlüsse. Sollten sich Balfour's Angaben in der angekündigten ausführlichen Arbeit als gegen jeden Zweifel und Anfechtung sicher gestellt erweisen, so wäre allerdings zunächst Mancherlei auf den Kopf gestellt; und die Errettung aus der so entstandenen Verwirrung wäre dann für den Augenblick nicht durch kühne Hypothesen und gewaltsame Deutungen zu geben, sondern könnte einzig und allein aus fortgesetzter, auf die unklaren Punkte mit Bewusstsein gerichteter Untersuchung erhofft werden. Einen sehr gewichtigen Bundesgenossen hat nun allerdings Balfour jüngst in Hensen [1]) erhalten, dessen peinliche Sorgfalt und Genauigkeit mir zu wohl bekannt ist, um nicht seinen Angaben das allergrösste Vertrauen entgegenbringen zu müssen. Er behauptet, wie Balfour, die Entstehung der Spinalganglien direct aus der Medullaranlage heraus für das Kaninchen. Sollte sich dies bestätigen — wie ich sicher glaube —, so wäre damit allerdings meine Deutung der Naidenquerschnitte in Frage gestellt, wenn man nicht annehmen wollte, dass dieselben Organe sich bei den verschiedenen Thieren in verschiedener Weise bilden könnten. In dieser Richtung liefert Hensen selbst mir ein Argument, indem er anführt, dass beim Hühnchen die Spinalganglien „direct aus der unteren Lage der Epidermis zu entspringen“ schienen, also nicht, wie beim Kaninchen, aus dem schon geschlossenen Medullarrohr heraus. Da ich nun mit vollständigster Sicherheit behaupten kann, dass das gesammte Mesoderm aus der Epidermis ent-

---

[1]) Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Z. f. Anat. u. Entwicklgsgesch. Bd. I p. 375 sqq.

springt, so scheint mir hierdurch die Brücke geschlagen zu sein: Medullarrohr der Säuger, die Spinalganglien des Hühnchens und das Mesoderm des Nais-Keimstreifens entspringen aus dem Ectoderm; ob nun die Sonderung der Spinalganglien erfolgt aus dem Medullarrohr, oder dem gemeinsamen Mutterboden, oder aus den medialen Theilen des Mesoderms, ist im Grunde ziemlich unwesentlich. Von Bedeutung ist eben nur — wie schon oben bemerkt —, dass die Spinalganglien von vorn herein segmentirt auftreten, und dass die mit ihnen in Verbindung stehenden Spinalnerven bei allen streng gegliederten Nerven zwei Wurzeln haben, während die bei den Anneliden mitunter eintretende Gliederung des centralen Nervensystems nur eine secundär und rein mechanisch entstandene Eigenthümlichkeit ist. Immerhin ist der in Balfour's, Hensen's und meinen Beobachtungen liegende Gegensatz vom rein histologischen Gesichtspunkt aus beachtenswerth; wogegen ich freilich von vorn herein erklären muss, dass der Nachweis, meine Ableitung der Naisspinalganglien von der Zellschicht, die ich bei diesen Thieren Mesoderm nennen muss, sei unrichtig, in keiner Weise die von mir geübte Homologisirung gleichfalls als falsch erweisen kann.

Ein zweites Argument, dessen Gewicht ich anerkennen muss, da ich es einstweilen nicht durch Beobachtungen zu entkräften vermag, ist der Zahl der bei Anneliden und Arthropoden in je einem Segment vorhandenen seitlichen Nerven zu entnehmen. Dass sie nach dem Typus der Spinalnerven gebaut sind, ist ziemlich sicher. Aber während bei den Wirbelthieren überall nur ein Spinalnervenpaar in je einem Segment des Rumpfes aus dem Rückenmark entspringt, treten bei den gegliederten wirbellosen Thieren in jedem Rumpfgliede oft zwei, selbst drei solche Nerven vom Bauchmark ab. Dies ist ein Factum, welches einstweilen nicht erklärt werden kann, da alle Beobachtungen über die embryonale Entstehung der Bauchmarksnerven bei Gliederthieren mangeln. Aber ich glaube, es lässt sich durch Analogie zeigen, dass diese Thatsache doch nicht so unbedingt als Beweismittel gegen die oben ausgesprochene Behauptung von dem Vorhandensein echter Spinalganglien und Spinalnerven bei Gliederthieren zu benutzen sein wird; denn es kommen bei andern Organen ähnliche Incongruenzen zwischen der Segmentzahl des Körpers und der Gliederzahl eines Organes vor, die aber theilweise schon erklärt worden sind. Es ist bekannt, dass bei den Myriapoden sehr häufig zwei Extremitätenpaare an einem Leibesringel ansitzen: ein Verhältniss, welches bis jetzt noch nicht erklärt ist, aber doch Niemand ernstlich stört in der Annahme, dass trotzdem die Körperglieder dieser Myriapoden und ebenso ihre Gliedmassen denen der übrigen Arthro-

poden morphologisch gleich seien. Durch Spengels Untersuchungen [1]) ist für viele Amphibien festgestellt worden, dass in der Niere der erwachsenen, oder selbst junger Thiere mehr Segmentalorgane vorhanden sind, als der Zahl der Körpersegmente nach zu erwarten gewesen wäre; es wurde gleichfalls durch ihn gezeigt, dass gleich beim ersten Beginn der Entwickelung der noch nicht mit dem primären Urnierengang vereinigten Segmentalorgane in jedem Segment bis zu vier [2]) solcher Segmentalschlingen auftreten können. Aber gleichzeitig hat Spengel den Nachweis geliefert, dass dies nur als eine Modification der ursprünglichen Uebereinstimmung in der Segmentirung der Niere und des Körpers angesehen werden darf; denn bei einer jungen Coecilienlarve fand er ganz zweifellos in jedem Körpersegment nur ein Segmentalorgan, obgleich ältere Exemplare derselben Art deren mehrere besitzen. Sehr wahrscheinlich beruht in diesem Falle die Anwesenheit mehrerer Segmentalorgane in je einem Körpersegment nur auf einer frühzeitig eintretenden Theilung des primitiven.

Hier ist also der Nachweis geliefert, dass ein normal segmentirtes Organ sich verdoppeln oder überhaupt vermehren kann, ohne dass eine gleiche Vermehrung der Körpersegmentalzahl einzutreten braucht, und ohne dass es nöthig würde, darum die typische Homologie aufzugeben. Es erscheint die weitergehende Theilung eines segmentirten Organes dann nur als eine besondere Umbildung nach extremer Richtung hin. Was aber so, unter Festhalten des allgemeinen Typus, dort bei den Amphibien in der Niere eintreten kann, ist selbstverständlich auch bei allen andern Organen möglich; und so erscheint mir die Mehrzahl der Spinalnerven in je einem Gliede des Rumpfes eines Wurmes oder Gliederfüsslers nur als eine einseitige Weiterbildung des bei anderen Thieren derselben Classe festgehaltenen Typus im Bau des Nervensystems. Denn den oben aufgezählten Fällen von Mehrzahl der Spinalnerven in je einem Segment reihen sich zahlreiche andere an, bei denen jedes Segment auch nur ein [3]) solches Nervenpaar aufweist. Auch die Verdoppelung der Spinalganglien in zwei Paare — welche man als seitliche Ganglienzellenpackete bereits längst unterschieden hat — kann hiernach nur als eine secundäre Erscheinung aufgefasst werden; und hier ist es in der That nicht schwer, durch Beo-

---

[1]) Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. III 1876.

[2]) Spengel, l. c. pag. 11 Taf. I, Fig. 7.

[3]) Das ist z. B. der Fall bei Chaetogaster nach Leydig (Bau des thierischen Körpers p. 172), Polynoe squamata, Nephthys bononensis, Glycera albicans, Malacoceros Girardi, Goniada minnacula, Cirrhatulus fuscescens nach Quatrefages (Ann. d. Sc. Nat. 3. Ser.. 1850; T. 14, pag. 329) etc. etc.

bachtung den Nachweis dafür zu liefern. Es leidet nämlich keinen Zweifel, dass ursprünglich jedem Ursegment nur ein seitliches Ganglienpaar entspricht; es kann somit das doppelte Ganglienpaar nur durch eine Theilung des ursprünglich einfachen entstanden sein.

Die typische Uebereinstimmung des Bauchmarks der Arthropoden und Anneliden braucht nicht erst weiter erwiesen zu werden; sie wird allgemein angenommen, obgleich doch wieder ungemein mannichfaltige Abweichungen im Bau gerade bei den Gliederfüsslern vorkommen. So weitgehende Vereinfachungen und Reductionen, wie sie z. B. bei den Arachniden, auch den frei lebenden, eintreten, kommen bei nicht parasitischen Anneliden nie vor; obgleich doch auch schon bei ihnen dieser Vorgang — so z. B. im Schwanzganglion der Egel — angedeutet erscheint.

Wenn man die verschiedenen Angaben über die Entstehung der Bauchganglienkette bei den Arthropoden vergleicht, so erkennt man hier denselben Gegensatz, wie ich ihn oben in Bezug auf die Anneliden hervorgehoben habe: die Einen behaupten, es entstehe das Bauchmark ganz und gar aus dem Ectoderm, die Andern sagen, es werde durch Abgliederung der medialen Parthien der Ursegmente des Keimstreifens gebildet. Hier fehlen mir nun momentan leider die Beobachtungen, um in ähnlicher Weise, wie mir das bei den Naiden glückte, zu zeigen, dass sie alle im Grunde Recht haben, keiner von ihnen aber ausschliesslich so; es erscheint daher einstweilen auch nutzlos, die zahlreich vorliegenden, aber, wie gesagt, sich direct widersprechenden Beobachtungen hier zu durchmustern. Aber es lässt sich aus den oben angeführten Gründen mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass auch im Nervensystem der Gliederfüssler derselbe typische Entwickelungsgang nachgewiesen werde, wie er für Vertebraten und Anneliden charakteristisch ist.

B. Das Nervensystem im Kopftheil der gegliederten Thiere.

Auf den ersten Blick erscheint der Gegensatz zwischen dem compacten auf der Rückenseite liegenden Gehirn der Wirbelthiere und einem Schlundring ungemein scharf ausgesprochen; nichts desto weniger hat Leydig, soviel ich weiss bis auf den heutigen Tag, den Satz vertheidigt, dass der Schlundring der gegliederten Wirbellosen nur ein vom Schlunde durchbohrtes Gehirn sei.

Leydig stellt also — und er sagt dies auch ausdrücklich — dem Gehirn der Wirbelthiere nur die dorsalen und ventralen Ganglien des Schlundringes gleich; während nach meiner Auffassung das gesammte vordere Ende des Bauchmarks mit dem Schlundring dem Gehirn und ver-

längerten Mark zu identificiren ist, da es wie dieses im Kopftheil entsteht. Natürlich kann diese Homologisirung noch nicht weiter geführt werden, da der ihr zu Grunde liegende Gesichtspunkt bei keiner der bisher angestellten Untersuchungen angenommen wurde. Es wird indessen zum Zweck der klaren Fragestellung und Fortführung der Argumentation zweckmässig sein, hier dennoch trotz der schwankenden Basis näher auf den angedeuteten Vergleich einzugehen.

Wenn es wirklich gelingen soll, das Gehirn der Wirbelthiere mit dem der Anneliden und Arthropoden in Einklang zu setzen, so darf es nicht blos in Bezug auf die primäre Entstehung in einem Kopftheil damit übereinstimmen, sondern es muss auch die weitere Forderung erfüllt werden, dass es möglich sei, tiefergreifende specielle Homologieen festzustellen und die höchsten Formen desselben (bei Wirbelthieren und Insecten) als Umwandlungen und Ausbildungen des schon im Annelidengehirn angedeuteten Typus nachzuweisen. Ein in dieser Richtung unternommener Versuch muss zur Zeit unvollständig bleiben; doch lassen sich jetzt schon trotz der geringen Zahl verwerthbarer Beobachtungen eine solche Menge von weitgehenden und speciellen Aehnlichkeiten auffinden, dass man einer hierauf gerichteten Untersuchung den grössten Erfolg voraussagen kann.

Bei den Naiden wächst das Vorderende eines alten Ganglions (N. proboscidea) oder des neu angelegten Rumpfbauchmarks in die Kopfzone hinein nach vorn hin vor d. h. das vorderste Ende ist — wie namentlich Chaetogaster klar erweist — der zuerst entstandene Theil und es schiebt sich immer neue Nervenmasse zwischen diesen und den Abschnitt, der im ersten Rumpfsegment als erstes Rumpfganglion liegen bleibt. Gerade so, wie die ganze Kopfzone sich von vorn nach hinten segmentirt, so bildet sich auch der hinterste Abschnitt des Kopfmarks am spätesten aus.

Ein ganz ähnliches Verhalten ist aber auch deutlich in der allmäligen Ausbildung des Wirbelthiergehirns zu erkennen; auch hier erfolgen Wachsthum und Umbildung desselben von vorn nach hinten. Es ist längst bekannt, dass die vierte Gehirnblase am spätesten auftritt. Wie sich das Kopfmark der Arthropoden verhält, ist allerdings unbekannt.

Schon früh tritt bei vielen Wirbelthieren die Kopfbeuge und Knickung des Gehirns ein. Stellt man nun den Embryo eines Wirbelthiers (Taf. XIV, Fig. 25), eines Arthropoden (Taf. XIV, Fig. 27, Oniscus nach Bobretzky) und eines Anneliden (Taf. XIV, Fig. 26 von Clepsine [Original]) so, dass seine Neuralseite dorsal liegt — wie ich das in allen meinen Abbildungen absichtlich gethan habe —, so ist auch in dieser Beziehung ohne Weiteres die Uebereinstimmung zwischen den drei Thiergruppen ersichtlich. Bei allen erstreckt sich das Rumpfmark in schwacher Krümmung durch den Körper, bei allen zeigt

ebenso das Kopfmark eine starke Knickung. Was aber vor Allem wichtig erscheint, das ist die Thatsache, dass diese Knickung in allen drei Thierclassen nicht etwa an verschiedenen Stellen oder an der Grenze zwischen Bauchmark und Kopfmark eintritt, sondern ungefähr in der Mitte dieses letzteren. Man könnte daraufhin den Versuch wagen [1]), die vor dieser Knickung liegenden Theile des Wirbelthiergehirns mit den analog gelagerten des Annelidenkopfmarkes und ebenso die hinter der Knickung liegenden Theile miteinander zu vergleichen; ich begnüge mich indessen hier mit dieser Andeutung, da ich hoffentlich einmal Gelegenheit finden werde, ausführlicher, als jetzt schon geschehen könnte, und unter Benutzung besonders darauf gerichteter Untersuchungen auf diesen Punkt zurückzukommen.

Ein weiterer Punkt der Uebereinstimmung in der Bildung des Kopfmarks (Gehirns) bei Anneliden und Vertebraten ist in dem Auftreten von Sinnesplatten zu sehen. Denn wenn sie auch in beiden Classen wesentlich von einander abweichen, so ist trotzdem die typische Uebereinstimmung unverkennbar. Bei den Wirbelthieren erscheint sie allerdings als ein Anhängsel der Kopfmedullarplatte, während sie bei den knospenden Naiden oder den Embryonen der Blutegel scheinbar unabhängig vom centralen Nervensystem entsteht. Wenn man indessen bedenkt, dass bei den Wirbelthieren die Abkürzung in der Entwickelung sehr bedeutend geworden ist — wie aus der Zeitfolge des Auftretens von Kopf und Rumpf oder aus der Bildungsweise des Keimstreifens ersichtlich —, so ist die Annahme, dass die gleich von Anfang an vorhandene Vereinigung von Sinnesplatte und Medullarplatte auch durch eine solche Abkürzung in der Entwickelung entstanden sei, nicht so gar ungereimt. Natürlich ist dabei vorausgesetzt, dass der morphologische Typus derselbe sei. Dass dies aber hier der Fall ist, scheint mir unverkennbar; denn die Sinnesplatte ist bei den Anneliden eine Bildung des Ectoderms, wie bei den Wirbelthieren, und sie verbindet sich als seitliche, paarige Anlage für die Sinnesorgane (Augen und Ohren) mit dem Kopfmark.

Es giebt nun einen Punkt in der Entwickelung dieser Sinnesplatte bei den Naiden, welcher vielleicht als Prüfstein für die Richtigkeit der hier versuchten Vergleichung dienen kann. Es wuchert, wie ich ausführlich geschildert habe, die Sinnesplatte bei Nais, wie bei Chaetogaster aus dem

[1]) Ein solcher Versuch würde sich auch auf die physiologische Parallelisirung ausdehnen lassen, da nach den jetzt vorliegenden Untersuchungen von Quatrefages und Faivre, der vordere oder obere Abschnitt (das dorsale Schlundganglion) der Annulaten dem grossen Gehirn, das erste Bauchganglion oder vielmehr die vorderen Bauchganglien dem kleinen Gehirn und der medulla oblongata in vielen Dingen genau zu entsprechen scheinen.

Seitenfelde ein. Ein Abschnitt dieses letzteren ist die Seitenlinie, welche bei Chaetogaster allerdings ganz zu Grunde geht, aber bei Nais und anderen Oligochaeten, wenn auch unter der die Kreismuskelschicht repräsentirenden Basalmembran, bestehen bleibt; am Kopfe aber steht diese Seitenlinie mit der Comissur des Schlundringes in Verbindung, indem sie sich über den cardialen Seitenmuskel hinweg und dann in die Tiefe zum Schlundring hinbiegt (Taf. XI, Fig. 3). Wenn es nun richtig ist, wie ich glaube, dass diese Seitenlinie wegen ihrer Entstehung aus dem Ectoderm und ihrer Lagerung zwischen den zwei Hauptmuskelgruppen (cardialem und neuralem, Bauch- und Rücken-Muskel) mit der Seitenlinie der Anamnia unter den Wirbelthieren zu vergleichen ist, so wirft sich die Frage auf, ob nicht auch bei den Wirbelthieren die Seitenlinie und die aus ihr hervorgehenden Organe mit der Sinnesplatte in genetischer Beziehung stünden. Die ungemein starke Entwickelung des Seitencanalsystems am Kopf der Plagiostomen, Amphibien und Fische macht dies recht wahrscheinlich; eine bestimmte Antwort, die ich auch nicht aus Götte's Beobachtungen über die Unke herausfinden kann, lässt sich allerdings nicht ohne speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung geben, zu der ich meinerseits weder Zeit noch Gelegenheit gefunden habe.

Bütschli [1]) will nun allerdings die Gleichstellung der Seitenlinie der Anneliden und der Fische nicht gelten lassen. Die Art seiner Argumentation verblüfft mich ein wenig; denn er schiebt mir bei seinem Widerspruch eine Ansicht unter, die ich nie ausgesprochen habe und er ignorirt, dass die wirklich von mir geäusserte Meinung sich so ziemlich mit der seinigen deckt. Er meint [2]), ich wolle „die Seitenlinien nebst Seitengefässen der Nematoden mit den Seitenlinien der Fische vergleichen.“ Nun habe ich aber ausdrücklich gesagt, es seien die Nematoden „auf die Entwickelung ihres Seitenliniencanalsystems und auf etwa sich ergebende Anschlüsse an die ausführenden Abschnitte der Anneliden-segmentalorgane“ zu untersuchen. Dieser Satz lautet nur ein wenig vorsichtiger, ist aber sonst dem von Bütschli [3]) fast gleich „es seien die Seitengefässe der Nematoden . . . . unzweifelhaft die Homologa der Segmentalorgane der übrigen Würmer.“ Bütschli hält also die Identität beider für ausgemacht, während ich den Anschluss der Seitencanäle an die ausführenden Abschnitte der echten Segmentalorgane noch suche. Er weist

[1]) Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Z. f. w. Z. Bd. XXVI. 1876.

[2]) l. c. p. 398. — Bütschli citirt „Stammesverwandtschaft etc. p. 48“; auf dieser Seite steht aber kein Wort von Nematoden, wohl aber auf p. 71 u. 72.

[3]) l. c. p. 398.

ferner darauf hin[1]), es stünden „die Seitencanäle der Nematoden nur in einem äusserlichen Zusammenhange mit den Seitenlinien, eigentlich lägen sie in der Leibeshöhle.“ Aus eben diesem Grunde habe ich[2]) gesagt „es sei nicht unwahrscheinlich, dass das Canalsystem, das man bei Fischen als Seitenlinien bezeichne, den Seitenlinien der Nematoden morphologisch gleich wäre“. Durch den oben citirten Satz ist die Vergleichung der Seitenlinie der Fische mit den Seitencanälen der Nematoden vollständig ausgeschlossen. Bütschli und ich sind also, abgesehen von unbedeutenden Dingen, einig in Bezug auf die Parallelisirung der Nematoden-Seitencanäle mit den Segmentalorganen der Anneliden; wir sind auch einig in der Ansicht, ihre Seitenlinie habe mit den Seitencanälen eigentlich nichts zu thun.

Aber mit der Seitenlinie der Fische und derjenigen der Anneliden soll sie doch nicht identisch sein; und zugleich wird der Annelidenseitenlinie von Bütschli[3]) jede Bedeutung oder die Natur eines besonderen Organes rundweg abgesprochen. Die Seitenlinie der Nematoden kann ich hier bei Seite lassen, da ich es zunächst nicht mit ihr zu thun habe; was ich früher über ihre morphologische Bedeutung sagte, bleibt auch jetzt noch, trotz Bütschli's Widerspruch, zu Recht bestehen. Ganz entschieden aber muss ich mich gegen seine Meinung erklären, es seien die Seitenlinien der Anneliden „nichts weiter als Unterbrechungen in der Längsmuskelschicht . . . sie fänden sich bei den Anneliden in verschiedenster Zahl, Ausdehnung und örtlicher Lage etc. etc.“ Er vermischt dann die Mittellinien mit den Seitenlinien und meint, alle diese Unterbrechungen der Längsmuskelschicht dienten nur zur Einlagerung von einzelnen Organen (Ligament, Bauchstrang, Borstentaschen etc.). Die vorliegenden Untersuchungen über Nais und Chaetogaster haben ganz im Gegensatz dazu bewiesen, dass die Seitenlinien der Anneliden höchst bedeutungsvolle Organe sind. Wahr ist zwar, dass sie bei manchen ausgebildeten Thieren als rudimentäre Zellenstränge innerhalb der Ringmuskulatur liegen, ja selbst gänzlich verschwinden können; ebenso sicher aber steht fest, dass sie aus dem Ectoderm entstehen in derselben Weise, wie es die Seitenlinie der Fische und Amphibien thut. Götte und ich haben, jener für die Amphibien, ich für die Haie, gezeigt, dass ihre Seitenlinie mit allen ihren Theilen und selbst der nervus lateralis ganz aus der Epidermis entstehen. Es ist aber bekannt, dass dieser Seitennerv der Fische in der bindegewebigen Scheide-

---

[1]) ibid.

[2]) Stammverwandtschaft etc. p. 72.

[3]) l. c. p. 401.

wand liegt, welche die dorsale von der ventralen Muskulatur trennt; genau das gleiche Verhalten zeigt die Seitenlinie der Anneliden, so lange sie noch mit der Epidermis in Verbindung steht. Wie ferner der ursprünglich in der Epidermis selbst liegende Seitennerv eines Haiembryos allmälig durch das Wachsthum der zwei Muskelplatten zwischen diese hereingezogen wird, so trennt sich auch bei den Anneliden die Seitenlinie von der Epidermis durch die erst ganz zuletzt auftretende Ringmuskulatur. Und dass endlich diese Annelidenseitenlinie nicht bedeutungslos sein kann, sehen wir erstlich an ihrer Betheiligung beim Aufbau der beiden Keimstreifen in der Kopf- und Rumpfzone der Naiden; zweitens an der aus ihr hervorgehenden Einsenkung der Sinnesplatte von Nais und Chaetogaster und endlich drittens daran, dass sie manchen Anneliden (Tubifex, Psammoryctes, Nais) auch im geschlechtsreifen Zustande zukommt, und dann direct mit dem Schlundring verbunden ist (Taf. XI, Fig. 3). Natürlich kann ihr für das erwachsene Thier keine solche physiologische Bedeutung zugeschrieben werden, wie sie der Seitenlinie der Fische mit ihren Sinnesorganen zukommt; ihre morphologische Bedeutung aber ist unverkennbar, und vielleicht grösser, als jetzt schon hervortritt. Dass sie endlich nur bei oberflächlicher Betrachtung mit den beiden Mittellinien der Anneliden verglichen werden kann, liegt auf der Hand; diese sind in der That nur bedeutungslose Unterbrechungen der Muskulatur, hervorgebracht dadurch, dass die neuralen und cardialen Muskelplatten sich nicht immer in den Mittellinien vereinigen; jene Seitenlinien aber stehen zu dem gesammten Entwickelungstypus und einzelnen wichtigen Organen — Schlundring, Sinnesplatten, Muskelplatten — in so inniger Beziehung, dass ihre hohe Bedeutung nicht übersehen werden kann. Eine Andeutung muss ich mir noch zur weiteren Stütze meiner Ansicht erlauben. Man weiss (s. pag. 136), dass Polyophthalmus an allen Segmenten des Körpers, viele andere Anneliden am Hinterende, Augen tragen. Nun ist die Entstehung der Augen bei den Naiden an die Seitenlinie gebunden; da drängt sich denn die Frage auf, ob nicht auch bei jenen Ringelwürmern, welche Augen ausser im Kopfe auch noch im Rumpfe tragen, die Entwickelung derselben nicht vielleicht gleichfalls an die Seitenlinie und deren Umbildung gebunden sei. Leider habe ich mir bis jetzt keinen Borstenwurm mit Rumpfaugen verschaffen können; und die spärlichen Notizen über dieselben geben gar keinen Aufschluss hierüber.

Ueber die erste Entstehung des Schlundringes bei den Arthropoden liegen im Grunde gar keine brauchbaren Angaben vor; es heisst immer nur, es entstünde das untere Schlundganglion aus dem Bauchkeimstreifen, das obere aber aus den Stirn- oder Kopfplatten. Die einzigen mir bekannten Beobachtungen, welche einigermassen genügenden Aufschluss gewähren,

sind die von Ganin über die so äusserst interessanten Pteromalinen-Larven, aus denen mit Sicherheit zu folgern ist, dass das sogenannte Gehirn nicht aus einer unpaaren dorsalen Medullarplatte, sondern durch Verwachsen zweier seitlicher Sinnesplatten in der Mittellinie entsteht. Unentscheidbar ist aber auch nach Ganin die Frage, ob diese Sinnesplatten, wie es nach seiner Beschreibung scheinen könnte, ganz und gar durch Auseinanderweichen der zwei Hälften des Bauchkeimstreifens gebildet werden oder ob sie entstehen durch die Vereinigung der zwei zu den Comissuren werdenden Vorderhälften des Bauchstranges mit den zwei seitlichen und selbständig aus dem Ectoderm sich einsenkenden Sinnesplatten. Dies letztere möchte ich als sehr wahrscheinlich annehmen.

C. Der vagus und sympathicus der gegliederten Thiere. Es ist Leydig's Verdienst, zuerst den eigentlichen vagus der gegliederten Wirbellosen erkannt zu haben. Er spricht sich in dieser Beziehung mit grösster Entschiedenheit aus [1]: der von Brandt entdeckte paarige Schlundnerv — den Dieser und mit ihm fast alle Zoologen als sympathischen Nerven bezeichneten — ist nach ihm ein echter Gehirnnerv und dem vagus der Wirbelthiere gleichzustellen. Früher schon hatte Newport die Meinung, wenngleich nicht mit solcher Entschiedenheit, wie Leydig, ausgesprochen, es sei der sogenannte „Mundmagennerv" der Insecten viel eher dem vagus als dem sympathicus zu vergleichen. Den echten sympathicus aber findet Leydig bei den Insecten in den von Newport entdeckten nervi respiratorii und in dem unpaaren, an der Unterseite des Darmes beim Blutegel verlaufenden Nerven.

Für diese Vergleichung benutzt Leydig einmal die Verbreitungsbezirke der beiden Nerven, zweitens ihren Ursprung und Lagerung. Er macht ganz mit Recht und unter ausdrücklichem Hinweis [2]) auf die Geoffroy'sche Hypothese, darauf aufmerksam, dass der eigentliche sympathicus der Anneliden und Arthropoden genau so liege, wie bei den Wirbelthieren: zwischen Nervensystem und Darm. Und in Bezug auf den vagus hebt er hervor, dass er keine Nervenäste von der Rumpfganglienkette empfange — wie jener sympathische Nerv —, sondern direct aus dem Gehirn entspringe und auch seiner Structur nach ganz entschieden einem Gehirnnerven gleiche. Die Verbreitungsbezirke beider Nerven stimmten endlich bei allen gegliederten Thieren fast vollständig überein; der vagus sei vorzugsweise ein Schlundnerv, der sympathicus ein Nerv des Darmes und der im Rumpfe liegenden Eingeweide.

---

[1]) Vom Bau des thierischen Körpers, p. 147, 160, 202 etc.

[2]) ibid. p. 207.

Diese Argumentation kann ich durchaus zu der meinigen machen, da ich ihr — wenigstens einstweilen — nichts hinzuzufügen habe oder für nöthig erachte. Dagegen muss ich auf einen für die Anneliden charakteristischen Punkt eingehen, den Leydig nicht besprochen hat, das scheinbare Fehlen nämlich des vagus bei einer ziemlich grossen Zahl von Meeresanneliden.

Es liesse sich schwer denken, dass ein so wichtiger und, wie wir sehen werden, bei den Anneliden an die Entstehung des Kopfdarmes gebundener Nerv, bei vielen und gar nicht rückgebildeten, sondern hoch entwickelten Anneliden gänzlich fehlen sollte. Nach Quatrefages'[1]) bestimmt lautenden Angaben, die ich für einige Arten bestätigen kann, fehlt jegliche Spur eines eigentlichen Schlundnerven, den er aber noch als sympathicus bezeichnet. Dies ist der Fall bei den Serpuliden und bei Aonis. Bei den Terebelliden und Sabelliden ist er sehr reducirt, am stärksten entwickelt bei echten Nereiden, Glycera und Nephthys. Es hält im Allgemeinen die Entwickelung dieses Nerven gleichen Schritt mit derjenigen des Rüssels[2]); eine Bemerkung, welche Leydig bereits früher mit Bezug auf die Oligochaeten und Hirudineen, sowie die Arthropoden gemacht hat.

Diesen Punkt habe ich nun aus andern Gründen etwas weiter verfolgt, allerdings noch nicht weit genug, um versichern zu können, dass die im nächsten Capitel zu erörternde Vermuthung über die Homologieen des Annelidenkopfdarms in der That auch für alle Formen Geltung habe. Es ist mir nämlich sehr wahrscheinlich geworden, dass bei jenen Anneliden, denen der vagus scheinbar fehlte, dieser doch vorhanden, aber in Folge der mehr oder minder weit gehenden Reduction oder Dislocation des Schlundes in eine ihm nicht eigentlich zukommende Stellung gebracht worden sei. Nach meinen bisherigen Untersuchungen, die freilich noch lange nicht umfassend genug sind, scheinen nämlich bei den Kopfkiemern die Nerven der Kiemenbüschel (Sabella, Serpula etc.) dem vagus der mit echtem Rüssel versehenen Nereiden etc. zu entsprechen. Denkt man sich den Rüssel z. B. einer Polynoe oder Nephthys — bei welchen beiden der vagus sehr stark entwickelt ist — ausgestülpt, wie das ja beim Fang der Beute wohl immer geschieht, so liegen nun die Rüsselnerven d. i. das Vagus-Geflecht am ausgestülpten Rüssel genau so, wie die Kiemennerven am Kiemenbüschel einer Sabella. Liesse sich dieser Vergleich auch von andrer Seite her rechtfertigen durch den Nachweis der morphologischen Identität des Kiemenbüschels der Kopf-

[1]) Quatrefages, Histoire naturelle des Annelés, 1865, T. I., p. 84—87.

[2]) Quatrefages l. c., p. 84: „C'est ce qui m'a fait regarder cet appareil comme étant essentiellement proboscidien“.

kiemer mit einem gewissen Theil des Kopfdarmes oder Rüssels der Nereiden, so wäre damit der Beweis für die Richtigkeit des hier geübten Vergleiches geliefert. Es wäre dadurch ferner die von Quatrefages hervorgehobene scheinbare Ausnahme beseitigt und der echte, allen gegliederten Thieren gemeinschaftliche vagus, nicht blos bei einigen, sondern bei allen typischen und nicht rückschreitend metamorphosirten Anneliden nachgewiesen. Die ganz abweichende Annelidengattung Myzostomum braucht dabei nicht berücksichtigt zu werden; denn ihr einfaches Nervensystem, welches des Schlundringes ermangelt, ist offenbar durch die in Folge parasitischer Lebensweise überhaupt eingetretene Vereinfachung zu erklären. Die Beziehungen des Nervensystems der Nemertinen endlich zu dem der typischen Anneliden können erst später erörtert werden.

§. 16. Der Kopfdarm und die Kiemengänge.

Wir hatten im dritten Abschnitt gesehen, dass an der Bildung des Kopfdarms bei Nais und Chaetogaster dreierlei verschiedene Bildungen theilnehmen: der alte primitive Darm, die beiden Kiemengänge (oder Kiemengangwülste) und die unpaare Einsenkung des eigentlichen Mundes. Leider liessen sich diese bei der Knospenentwickelung eintretenden Vorgänge, nicht ohne Weiteres in ihrem speciellen Verhalten auch auf die embryonalen Verhältnisse übertragen; denn es liegen, ausser den ganz vagen oben genauer besprochenen Angaben über die Entwickelung des Schlundes bei Anneliden gar keine genauen Untersuchungen vor und es schien unmöglich, bei der Gewissheit mannichfaltigster Umbildung der ursprünglich auftretenden Kiemengangwülste jetzt schon die Extreme derselben zu bezeichnen. Ich habe oben gezeigt, dass sich die eigenthümlich complicirte Kiemenhöhle der Sabelliden auf solche zurückführen lässt; auch im Bau des Schlundkopfes der Nereiden etc. lassen sich dieselben zwei Abtheilungen erkennen, wie ich sie als Kiemen- und als Darmtheil des Kopfdarmes bei Nais oben beschrieben habe. Für diese Vergleichung liess sich dort auch das Vorkommen und die Ausbreitung des vagus anführen. Aber es musste auch zu gleicher Zeit anerkannt werden, dass die grosse Verschiedenheit in der Umbildung der Kiemengangwülste bei Chaetogaster und Nais jede derartige vergleichend — anatomische Gleichstellung ungemein schwierig, wenn nicht unmöglich macht; so dass es eingehenden Untersuchungen über die Entwickelung dieser Theile vorbehalten bleiben muss, hier den Typus festzustellen und die Extreme seiner Varianten zu bestimmen. Es zwingt mich zu dieser Reserve vor Allem auch die Untersuchung der Hirudineen-Entwickelung. Obgleich die Structur ihres Kopfdarms eine solche ist, dass ich anfänglich glaubte annehmen zu dürfen, es müsse sich seine Entwickelung an die des Chaeto-

gaster-Kopfdarms anschliessen, so glaube ich jetzt doch versichern zu können, dass diese Vermuthung irrig war. Soviel steht fest, dass hier der alte Larvenschlund (Nephelis) nicht resorbirt wird, wie bei Chaetogaster; wie er aber selbst entsteht, und in den definitiven Kopfdarm übergeht, habe ich bis jetzt noch nicht enträthseln können.

Dem mag nun aber sein wie ihm wolle, ein Resultat bleibt unter allen Umständen bestehen: dass bei Naiden eine Entwickelungsweise des Kopfdarms eintritt, welche in ganz ähnlicher Art auch bei Wirbelthieren vorkommt: zweitens, dass bei den Sabelliden ein complicirt gebauter Kiemenhöhlenapparat vorhanden ist, welcher sich dem der Wirbelthiere vergleichen lässt; dass endlich drittens die meisten Anneliden zwei Abtheilungen des Kopfdarms besitzen, welche als Kiementheil und Darmtheil den entsprechenden der Vertebraten, des Amphioxus und des Balanoglossus gleichzustellen sind.

Dass in der That — nicht blos der Lagerung, sondern auch der Entwickelung nach — der Schlundkopf einer Nais diese beiden Abschnitte völlig normal entwickelt besitzt, geht aus einer Vergleichung meiner Abbildungen mit den auf der fünfzehnten Tafel (Fig. 25, 29) gelieferten schematischen, zum Theil copirten Abbildungen[1]) hervor. Anders ist dies bei Chaetogaster. Hier liegt der Kiementheil d. h. der aus den beiden Kiemengängen entstandene Abschnitt über dem Darmtheil; wenn man aber bedenkt, dass dieser gänzlich zu Grunde geht, und dass beide Typen der Umbildung derselben Anlage — der Kiemengänge nämlich — in zwei so nahe verwandten Gattungen vorkommen können, wie es Chaetogaster und Nais sind: so folgt daraus, dass man als typisch für den Kiementheil des Kopfdarmes weder seine neurale, noch seine cardiale Lage — zum Darmtheil — anzusehen hat. Man wird vielmehr in der symmetrischen Einsenkung zweier — oder mehrerer — Kiemengänge und ihrer Theilnahme am Aufbau des neuen Kopfdarms den Typus zu sehen haben, unbekümmert darum, welche verschiedenartigen Umwandlungen die primäre, gleichartige Anlage etwa in dieser oder jener Thiergruppe zu erleiden bestimmt sei.

---

[1]) Ich nehme dabei an, dass die Orientirung des Schemas für die Ascidien (Taf. XV, Fig. 29) und für Balanoglossus (Fig. 25), beide copirt nach Gegenbaur (Grundriss etc. p. 168), richtig sei. Dies scheint mir für Balanoglossus durchaus nicht erwiesen zu sein; dass die Bauchfurche mit dem Endostyl der Tunicaten mit dem Darmtheil des Schlundes identisch sei, wird ebenso wenig durch die Entwickelungsgeschichte gestützt. Das ist übrigens für meine Ansicht ziemlich gleichgültig, da ich nachgewiesen habe, dass bei Anneliden der Kiementheil des Kopfdarms sich bald an der neuralen, bald an der cardialen Seite des alten Darmes (Taf. XV, Fig. 27, 28) anlegen kann.

Derselbe Typus aber kommt auch bei den Wirbelthieren vor; auch bei diesen vereinigen sich die Kiemenspalten mit dem Abschnitt des Kopfdarms, der aus dem eigentlichen Entoderm hervorgeht, und mit dem eigentlichen Mundtheil.

Man könnte hiergegen einwenden, dass die Kiemenspalten der Wirbelthiere nicht an der Neuralseite, sondern an der Cardialseite lägen und dass sie in grösserer Zahl und an anderer Stelle vorkämen, als bei den Naiden. Der erste Einwand ist leicht zu entkräften. Ich habe gezeigt, dass die Einsenkung der beiden Kiemengangwülste aus dem Seitenfelde her erfolgt. Thatsächlich ist nun die Lage des letzteren bei den Anneliden ungemein schwankend, bald liegt es mehr dem Nervensystem nahe, bald mehr der Cardialseite (dem Rücken) zugewendet. Je nachdem die cardiale oder die neurale Muskulatur stärker entwickelt ist, rückt es mehr auf diese oder jene Seite. Es geht ferner aus den früheren Untersuchungen, namentlich Claparède's und Perrier's, hervor, dass die verschiedenen dem Seitenfelde angehörenden Organe — Segmentalorgane, Borstenbüschel, Samentaschen, ja selbst die Geschlechtsöffnungen — ihren Platz wechseln können, so dass sich ein bei allen Anneliden festgehaltenes Gesetz in der Lagerung und damit auch dem primären Entstehungsort derselben noch nicht unbedingt feststellen lässt; es bilden die Anneliden eben eine Thiergruppe, in welcher sämmtliche Glieder noch die mannichfaltigsten Umbildungen des gemeinsamen Typus neben einander anfweisen, während sie, in ihre einzelnen Richtungen zerlegt, erst bei den höher entwickelten differenzirteren Formen constant geworden sind. Es kann daher die Annahme auch nicht ungereimt erscheinen, dass die bei den Naiden vorkommende neurale Lage der beiden Kiemengänge eben nur für diese charakteristisch, aber nicht typisch für die Anneliden sei; der Typus ihrer Bildungsweise wird vielmehr durch ihre Entstehung aus dem Seitenfelde bezeichnet. Es könnten also auch wohl ebensogut die beiden Kiemengänge mehr auf der Cardialseite des Seitenfeldes entstehen — und damit wäre in Bezug auf den Ort ihres Auftretens die Uebereinstimmung mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere nachgewiesen.

Diese Annahme erscheint um so weniger ungereimt, als thatsächlich der Kiemenkorb der Sabelliden Verhältnisse bietet, welche sich in Bezug auf die Lage der Kiemenspalten an die der Wirbelthiere aufs engste anschliessen. Es würde mich zu weit in Einzelheiten führen, wollte ich hier den ungemein complicirt gebauten Kiemenkorb der Sabelliden genau beschreiben; ich begnüge mich, da es für meine Zwecke vollkommen ausreicht, mit einem Hinweis auf die früher (pag. 252) gegebene kurze Schilderung. Ich hatte dort gezeigt, dass vom Schlund aus ein Paar von Canälen ent-

springt, welches in ein complicirtes System von Canälen und Hohlräumen übergeht, die, ganz an der Peripherie des Kopfes liegend, sich in Spalten an der Cardialseite und den beiden Seitentheilen des Kopfes öffnen. Diesen Theil (Taf. XV, Fig. 1) des Kopfes, welcher von dem bekannten Knorpelgerüst getragen wird, habe ich oben als Kiemenkorb der Sabellen bezeichnet. Denkt man sich nun den Halskragen der Sabelliden weit nach vorn über den Kopf hin vorgezogen, so würden diese äusseren Oeffnungen des Kiemenkorbes sich genau, wie bei Knochenfischen, in eine von der Hautduplicatur gebildete äussere Kiemenhöhle öffnen. Jetzt freilich kann sie das nicht; nichts desto weniger sind sie den eigentlichen Kiemenspalten der Wirbelthiere zu vergleichen, da sie, wie bei diesen, von aussen her in Canäle oder Hohlräume führen, welche jederseits symmetrisch vorhanden von der Cardialseite und von den Seiten her in den Schlund übergehen, und ihrer Ausmündung, ihrem Bau und Einmündung in den Schlund nach als Kiemengänge zu bezeichnen sind. Allerdings kommen verästelte Kiemengänge meines Wissens sonst nicht vor; aber ihr complicirterer Bau hier bei den Sabelliden verwischt den typischen Bau nicht. Wesentlich ist eben für einen Kiemenkorb die Ausmündung symmetrischer Anhangsorgane des Schlundes in einer oder mehreren Kiemenspaltenpaaren auf der Cardialseite oder an den Seiten des Kopfes. Dies ist aber auch der Typus im Bau des hier nur kurz beschriebenen Kiemenkorbes von Sabella.

Damit ist aber auch der Beweis geliefert, dass die neurale Lage der Kiemenspalten bei Chaetogaster nicht typisch für die Anneliden ist, da sie ja bei Sabella weit auf die cardiale Seite hinaufrücken; und damit glaube ich auch einstweilen endgültig den Nachweis geliefert zu haben, dass im Grunde auch allen Anneliden echte Kiemengänge zukommen, wenngleich sie in der mannichfaltigsten Weise umgewandelt werden können. Bald bleiben sie als echter Kiemenkorb, wie bei den Sabelliden (Taf. XV, Fig. 1) bestehen; bald wandeln sie sich zu der cardial gelegenen Hälfte des Schlundkopfes um, wie bei den Naiden (Taf. XV, Fig. 27 k), oder sie bilden den neural unter dem alten Darm gelegenen Schlund (Taf. XV, Fig. 28 k), während der frühere gänzlich zu Grunde geht, sodass dann der Kopfdarm zum grössten Theile nur aus dem Kiementheil besteht (Chaetogaster). Es ist wahrscheinlich, dass hiermit die Varianten nicht erschöpft sind; wenigstens zeigt der Schlundkopf der Anneliden so ausserordentliche Verschiedenheiten, dass es mir unmöglich scheint, ohne Untersuchung einer grösseren Reihe von Entwickelungsweisen den Typus seiner Bildung blos nach den Structurverhältnissen des ausgebildeten Organes zu bestimmen.

Eine nicht unwichtige Differenz besteht einstweilen dennoch zwischen den Kiemengängen der Anneliden und denen der Wirbelthiere. Bei jenen

kommt, soweit wir bis jetzt wissen, am Kopf nur ein Kiemengangpaar zur Ausbildung, und dem entsprechend bei Chaetogaster auch nur ein Kiemenspaltenpaar; es liegt dasselbe ferner vor dem Vorderende des Bauchmarks, aber allerdings hinter dem Munde. Bei den Wirbelthieren dagegen ist die Zahl der Kiemenspalten, selbst bei den Säugethieren, immer grösser, und sie liegen am Halstheil, also beträchtlich hinter dem Vorderende des Gehirns. Die Verschiedenheit in der Lage kann indessen hier nicht als Argument gegen die von mir versuchte Identificirung benutzt werden, da bei den Anneliden das dorsale Schlundganglion und das Vorderende des Bauchmarkes an kein bestimmtes Kopfsegment gebunden sind, und es z. B. bei Lumbricus am ausgebildeten Thier viel weiter zurückliegt — etwa im vierten oder fünften Segment —, als beim Embryo. Aber auch die Einzahl der Kiemenspalten kann wohl kaum als Gegenargument verwandt werden, da wir ja auch bei Wirbelthieren sehr bedeutende Schwankungen in der Zahl der (bleibenden oder embryonalen) Kiemenspalten treffen. Auch brauche ich nur auf den Balanoglossus hinzuweisen, als auf ein Beispiel eines entschieden nicht zu den Vertebraten gehörenden Thieres, welches trotzdem eine grosse Zahl von echten Kiemenspaltenpaaren hinter dem Kopfe und dem centralen Ganglion besitzt. Dies letzte Factum und gewisse Eigenthümlichkeiten im Baue des Kiemenbüschels der Kopfkiemer machen es zum Mindesten nicht unwahrscheinlich, dass noch einmal eine echte Annelide gefunden werden möge, bei welcher die Bildung des Kopfdarms nicht an die Ausbildung von nur zwei Kiemengängen (wie bei Nais und Chaetogaster) gebunden wäre. Es wäre leicht möglich — aber verfrüht — auf einige Formen hinzuweisen, deren Bau des Kopfdarms eine solche Vermuthung nahe legen muss.

Von den Arthropoden liegen einstweilen gar keine Beobachtungen vor. Was wir über die Bildung ihres Kopfdarms und ihres definitiven Mundes wissen, geht nicht über die elementarste Kenntniss hinaus, dass er wahrscheinlich ausnahmslos und zu grösstem Theile durch eine Einstülpung vom Ectoderm her entsteht. Es soll dieselbe immer einfach sein und in der Mitte liegen; von der Betheiligung zweier seitlicher Einsenkungen — die wir Kiemengänge zu nennen das Recht hätten — sagt Niemand etwas. Nichts destoweniger kann ich meinen Glauben nicht unterdrücken, es müsse auch bei den Gliederfüsslern etwas Aehnliches nachzuweisen sein. Dass man es bis jetzt nicht gesehen hat, beweist gar Nichts; denn wenn bis in die neueste Zeit hinein die Segmentaltrichter der erwachsenen Plagiostomen und Amphibien, die Entstehung der Urniere der Vertebraten aus Segmentalorganen, der typische Gegensatz zwischen Strobilation und Segmentation, und das Vorhandensein eines echten Kiemenkorbes im Kopfe der Anneliden

gänzlich übersehen werden konnten, so ist es natürlich erlaubt, anzunehmen, dass auch die — wahrscheinlich existirenden — embryonalen Kiemengänge der Arthropoden bisher übersehen sein mögen. Negative Angaben beweisen um so weniger, als man bei keiner der bisherigen Untersuchungen über Insecten-Entwickelung sich die Frage nach dem Vorhandensein solcher Kiemengänge vorgelegt und auch nie die Entwickelung des Kopfes eingehend genug untersucht hat, um behaupten zu können, es sei die Annahme ihrer Anwesenheit und Theilnahme am Aufbau des Kopfdarmes eine Ungereimtheit. Natürlich gelten diese Bemerkungen nur denen, welche geneigt sein könnten, zu sagen: da solche Kiemengänge bei Gliederfüsslern nicht nachgewiesen seien, so wäre ihre Bedeutung auch bei den Anneliden eine ganz andere.

§. 17. Die Muskulatur und die Bewegungsorgane.

Durch die Beobachtungen an Nais und Chaetogaster ist der Beweis geliefert, dass die Muskulatur — einstweilen abgesehen von ihrem histologischen Bau — ganz dieselben Abtheilungen erkennen lässt, wie bei den Vertebraten: eine neurale Muskelplatte und eine cardiale; und ferner, dass beide genau in derselben Weise entstehen. Hier wie dort tritt zuerst die Muskelplatte in zwei getrennten und gegliederten, den Ursegmenten angehörenden seitlichen Strängen auf; von diesen aus krümmt sich das eine cardiale Muskelrohr um den Darm, das andre neurale um das centrale Nervensystem herum.

Man könnte, wie immer, hier einwenden, dass dieser Entwickelungstypus doch eben nur an Knospen, nicht an Embryonen von Anneliden festgestellt worden sei. Das gebe ich natürlich zu, aber ich bestreite aufs Entschiedenste, dass daraus ein irgendwie stichhaltiges Argument abgeleitet werden könnte. Wollte man z. B. annehmen — um die Lehre vom geminalen Typus der Anneliden zu retten —, es entstünden beim Embryo doch wohl Bauchmark und Muskulatur zuerst in der Mittellinie, und es krümme sich diese als einfaches Rohr nur nach einer Seite hin um Nervensystem und Darmcanal gleichzeitig herum: so wäre damit ein Gegensatz zwischen der Gliederung einer Knospe und eines Embryos derselben Species angedeutet, welcher jede Homologisirung der Organe selbst innerhalb einer und derselben Art unmöglich machte. Auch hätte man diese Annahme erst durch Beobachtung als richtig zu erweisen; thatsächlich gründet sich die Lehre vom geminalen Typus der Anneliden nur auf eine ganz oberflächliche und ungenügende Kenntniss von den einschlägigen Entwickelungsvorgängen. Damit wäre eigentlich jener Einwand beseitigt. Da ich es indess nicht

liebe, eine wenn auch noch so willkürlich hervorgesuchte Einwendung anders, als durch Beobachtungen zu widerlegen, so habe ich mir einige der abweichendsten Annelidenformen, die Hirudineen, auf die Entwickelung ihrer Muskulatur genauer angesehen. Da kann ich nun aufs Entschiedenste behaupten, dass dieselbe sich genau so, wie bei den Naiden-Knospen bildet; die erste Anlage derselben tritt seitlich auf und von hier aus wächst sie sowohl neuralwärts, wie cardialwärts um Nervensystem und Darm herum.

Ausser diesen zwei Hauptmuskelgruppen kommen bei manchen Anneliden noch andre vor, so z. B. bei den Oligochaeten die ein oder zwei seitlichen Längsmuskelgruppen im Seitenfelde. Jene können sich ferner gänzlich zu einem Muskelrohr schliessen, welches dann einen wahren Hautmuskelschlauch bildet; so an manchen Körperstellen von Arenicola. Die ursprüngliche Trennung in der dorsalen und ventralen Mittellinie wird häufig gänzlich aufgegeben, so bei den Naiden, wo die beiden Hälften der neuralen Muskulatur, bei den Serpuliden, wo beide cardiale Muskelplatten in der Mittellinie verwachsen, bei Arenicola, wo ein einfacher, die Eingeweide gleichmässig umgebender Körpermuskelschlauch gebildet wird. Am constantesten sind immer die beiden ventralen und dorsalen Muskelplatten, während die seitlichen schon bei Chaetogaster auf eine reducirt, bei sehr vielen polychaeten Anneliden gänzlich verschwunden sind.

Dieselben zwei Hauptabtheilungen der Muskulatur lassen sieh auch bei allen Arthropoden nachweisen; über ihre Entstehungsweise wissen wir freilich nichts; hier bleibt somit eine wichtige Lücke auszufüllen.

Fasst man aber die feineren Verhältnisse der Muskulatur ins Auge, so ergeben sich allerdings eine Reihe nicht unbedeutender Verschiedenheiten. Wir müssen dabei von der Muskulatur der Extremitäten absehen. Bei keinem Wirbelthier giebt es eine um die Längsmuskeln sich herumlegende äussere Ringmuskelschicht,, wie sie vielen Anneliden zukommt; ebenso fehlt ihnen das System der sagittalen Muskeln, welches bei diesen oft stark entwickelt ist; ihre Bauch- und Rückenmuskelplatten sind ferner niemals durch ein so breites Seitenfeld getrennt, wie es z. B. vielen Polychaeten zukommt. Aber es giebt Anneliden-Gattungen, in denen, wie bei Vertebraten, dies Seitenfeld ganz verschwinden oder auf eine dünne Seitenlinie reducirt werden kann; die sagittalen Muskel fehlen bald in einzelnen Körperregionen mancher Ringelwürmer, bald ganz vollständig, die äusseren Ringmuskel endlich sind ebenso schwankend, mitunter bilden sie eine continuirliche Schicht (Lumbricus etc., Arenicola), mitunter sind sie aufgelöst in einzelne, den Körperumfang nur zu geringem Theile umspannende Gruppen, mitunter fehlen sie ganz (Nais, Polygor-

dius[1]). Den Arthropoden fehlen ausnahmslos die äusseren Ringmuskel, und die des Seitenfeldes; die sagittalen Muskel dagegen erfahren hier eine Entwickelung, wie sie bei keinem Anneliden mehr vorkommt. Umgekehrt sind sie bei den Vertebraten gänzlich unterdrückt, statt dessen aber Bauch- und Rückenmuskel, also das System der neuralen und cardialen Muskelplatten, vorzugsweise entwickelt und mannichfaltig gegliedert. Bei den Anneliden allein finden wir somit in ziemlich gleichmässiger Ausbildung neben einander und in der grössten, aber ganz unbestimmten — ich möchte fast sagen ziellosen — Variabilität sämmtliche Muskelgruppen mit ihren überhaupt möglichen Umbildungen, deren eine — die äussere Ringmuskellage — nach rückwärts zu den Plathelminthen hindeutet, deren zwei andere, aber dabei in charakteristischer Weise um- und ausgebildet, je für einen Typus — der Wirbelthiere oder der Gliederfüssler — bestimmend werden. Wie bei den bisher besprochenen Organen sehen wir also auch hier wieder, dass den Anneliden im Grossen und Ganzen ein embryonaler Charakter zukommt, insofern sie in ziemlich gleichartiger Weise ausgebildet sämmtliche Abschnitte der Muskulatur gleichzeitig besitzen, welche in mehr oder minder einseitiger Weise auseinandergelegt bei den höheren Thieren isolirt, aber dafür in sich um so reicher gegliedert vorkommen.

Es könnte mir hier eingewendet werden, dass nach den Schneider'schen Ansichten, die er an verschiedenen Orten geäussert hat, die hier aufgestellte Identificirung unstatthaft sei, da ja nach ihm[2]) die Chaetopoden einem ganz andern Typus — dem der Rundwürmer nämlich — angehören sollten, als die Arthropoden und die Hirudineen. Dagegen muss ich denn freilich erwidern, dass ich den Schneider'schen Versuch nicht entfernt als gelungen betrachten kann. Er basirt seine systematischen (d. h. wohl phylogenetischen?) Anschauungen zu gutem Theile oder — wenn anders ich ihn recht verstehe — ausschliesslich auf den Bau der Muskulatur. Die Chaetopoden sollen gegliederte Rundwürmer, die Hirudineen segmentirte Plathelminthen sein.[3]) Nun charakterisirt er[4]) seine Nemathelminthen durch die aus Längsfasern bestehende Muskelhaut; bei den Plathelminthen[5]) kommen zu derselben Schicht noch Ringmuskel und Sagittalfasern. Aber er bleibt sich selbst nicht treu dabei; denn an derselben Stelle[6]) giebt er ganz

---

[1]) Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. 14. Jahresber. d. oberschlesischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde, 1873, p. 64.

[2]) Schneider, l. c., p. 54, sqq.

[3]) Schneider, l. c. p. 55.

[4]) l. c. p. 62.

[5]) l. c. p. 60.

[6]) l. c. p. 62.

richtig den unter den Nemathelminthen stehenden Borstenwürmern äussere Quermuskeln (= Ringmuskeln) und die denselben Thieren vielfach zukommenden Sagittalmuskeln ignorirt er vollständig, wenigstens unter diesem Namen. Sein in der Diagnose der segmentirten Form der Lobocephala enthaltener Satz „Innere Quermuskeln von der Bauchlinie zum Seitenfeld" deutet sicherlich nicht auf eine innere Ringmuskelschicht, wie sie bei einzelnen Nemertinen vorkommt; dagegen ist es mir sehr wahrscheinlich, dass es nichts weiter als eigenthümliche, aus ihrer normalen Lage gebrachte Sagittalmuskeln sind. Damit glaube ich aber auch gezeigt zu haben, dass sämmtliche Muskelgruppen, welche nach ihm ausschliesslich für die Plathelminthen charakteristisch sein sollen, auch bei den Anneliden vorhanden sind, vielleicht mit einziger Ausnahme der inneren Ringmuskelschicht, welche Schneider bei seiner sogenannten Generationsform der Plathelminthen findet. Da dieselbe aber auch den Hirudineen fehlt, welche ich zu den echten Anneliden rechne, so brauche ich hier auf diese Muskelschicht nicht genauer einzugehen; es genüge die Bemerkung, dass es vielleicht doch bei manchen Anneliden gelingen wird, dieselbe aufzufinden.

Es wäre hier der Ort, nun auch auf die ziemlich häufigen Versuche einzugehen, die Gliedmassen der Wirbelthiere mit denen der Anneliden und Arthropoden zu vergleichen. Ich ziehe es indessen vor, einstweilen darüber zu schweigen, da ich mich bei meinen bisherigen Untersuchungen absichtlich von diesem Thema fernhielt, aber auch gänzlich abgeneigt bin, dasselbe ausführlicher ohne die Grundlage umfassendster eigener Beobachtungen zu besprechen. Einige Worte und Andeutungen können indessen hier schon ihren Platz finden.

Legt man auf die Anwesenheit eines complicirt gebauten knöchernen oder knorpeligen Skeletts innerhalb der Extremität besonderes Gewicht, so ist natürlich von vornherein jede Vergleichung unmöglich. Betrachtet man aber das knorpelige Extremitätenskelett — ausgehend von dem Gegenbaur'schen Archipterygium — nicht als etwas plötzlich Entstandenes, sondern als Gewordenes, so wird man bei den wirbellosen Thieren nach jenen Formen suchen müssen, denen ein bei ähnlicher Function doch wesentlich einfacher gebautes System von Gliedmassen zukommt, und welches in sich Eigenthümlichkeiten vereint, die den verschiedenen aus den Anneliden abzuleitenden Formen gesondert angehören. Da hätte es denn keine sonderlich grosse Schwierigkeit, in den häufig sehr complicirt gebauten Fussstummeln der Ringelwürmer solche Organe zu sehen, aus denen etwa die primitivsten Gliedmassen der Wirbelthiere, wie der Arthropoden entstanden sein könnten. Es hätte keine grosse Schwierigkeit, das knorpelige embryonale Skelett aus einer noch einfacheren Knorpelzellenschicht in den Anne-

lidenfüssen abzuleiten, da in den Körperanhängen der Anneliden bekanntlich zahlreiche Knorpelstützen auftreten; fraglich wäre freilich, ob sich hier ein directer Uebergang auch in der Gestalt und typischen Anordnung der Knorpeltheile zwischen beiden Gruppen auffinden liesse. Auch die Umbildung des segmentirten, aber nicht eigentlich gegliederten Fussstummels der Ringelwürmer in das wahre, mit Gelenken versehene Bein eines Insects wäre nicht undenkbar. Eine viel grössere Schwierigkeit bietet indessen in allen Fällen die Muskulatur; denn soll der Versuch, die mehr specialisirten Gliedmassen der Arthropoden und Wirbelthiere durch die einfacheren der Anneliden zu erklären, nicht scheitern, so muss er auch zeigen, dass in dem Annelidenfuss eine Anordnung der Muskeln vorhanden sei, durch welche sowohl die der Wirbelthierglieder, wie der Arthropoden-Extremitäten verständlich würden. Es müsste endlich auch gezeigt werden, dass die Gliedmassen in allen drei Gruppen homologen Regionen des Körpers angehörten.

In dieser Beziehung ist nun zu beachten, dass in der That die Muskel der Extremitäten in allen drei Thiergruppen gewissermassen zwischen den beiden Hauptmuskelgruppen des Bauches und Rückens eingeschoben sind. Bei den Anneliden ist dieses Verhältniss am einfachsten ausgebildet; in dem breiten Seitenfelde zwischen neuraler und cardialer Muskulatur stehen die Fussstummel — sowohl die dorsalen, wie die ventralen — und es scheint, als ob ihre Muskel ausschliesslich dem System der lateralen Längsmuskel und der sagittalen oder Quermuskel angehörten. Ich sage ausdrücklich: es scheint; denn in manchen Fällen macht es mir doch wieder den Eindruck, als sei ein Theil der neuralen oder selbst der cardialen Muskelplatte mit in die Muskulatur der Gliedmassen aufgenommen worden. Noch entschiedener ist das wohl bei Arthropoden und Wirbelthieren der Fall.

Es könnten hiernach sowohl die Rückenstummel, wie die Bauchfüsse der Anneliden diejenigen Extremitäten sein, durch deren Umbildung einerseits die der Gliederfüssler, andrerseits die der Wirbelthiere entstanden wären. Ebenso gut aber wäre auch denkbar, dass sie beide zusammengehörten, etwa den Spaltfüssen mancher Crustaceen vergleichbar, da sie ja beide in dem Seitenfelde wurzeln und dass sie somit beide mit ihren typischen Theilen in den Gliedmassen eines Insects oder Fisches — natürlich mit den zugehörigen Umformungen — zu erkennen sein würden. Diese Frage kann einstweilen nicht gelöst werden. Aber auch dann, wenn die hier kurz angedeuteten Vermuthungen sich bewahrheiten sollten, so bliebe doch immer noch eine grosse Schwierigkeit bestehen, die aufzuheben ich einstweilen kein Mittel sehe. Ich meine die typische Vierzahl der Extre-

mitäten bei den Wirbelthieren. His[1]) versucht ihre Entstehung mechanisch auf Faltungen und Biegungen bei der Embryonalentwickelung zurückzuführen; Dohrn andrerseits sucht sie phylogenetisch durch Umbildung aus Annelidenextremitäten zu erklären. Beider Versuche aber können mich nicht befriedigen. Wenn wirklich das von His hervorgehobene mechanische Moment der Knickung die Bildung der Gliedmassen an der eingeknickten Stelle hervorgerufen haben soll, so ist nicht einzusehen, warum denn bei Gliederthieren solche Extremitäten auch an nicht geknickten Stellen auftreten und warum sie andrerseits constant da fehlen, wo genau dieselbe Knickung, wie bei den Wirbelthieren auftritt. Ich habe weiter oben schon darauf hingewiesen, dass bei vielen Annulaten die Kopfbeuge genau an derselben Stelle und in demselben, mitunter sogar in stärkerem, Masse auftritt, als bei den Wirbelthieren (s. Taf. XIV, Fig. 25—28); trotzdem fehlt hier an dieser Stelle (z. B. bei allen Hirudineen) die Extremität und nie tritt bei den gegliederten Wirbellosen eine solche ausschliesslich an dieser Knickungsstelle auf. Die sogenannte mechanische Erklärung lässt uns hier also vollständig im Stich. Auf der andern Seite ist auch Dohrn's[2]) phylogenetische Ableitung wohl gründlich verfehlt; er meint, es müsste die Rückbildung von Gliedmassen an allen Segmenten, ihr Festhalten an zwei Punkten, die gleich weit von der Mitte, wie von beiden Körperenden eines langgestreckten Wirbelwurms gelegen wären, zum Vortheil für die Bewegung der frei im Meer schwimmenden, zu Wirbelthieren sich umwandelnden Anneliden gewesen sein. Ich muss gestehen, dass ich gradezu das Gegentheil annehmen muss. Mir scheint die Anwesenheit von zwei weit von einander getrennten Gliedmassenpaaren nur ein Nachtheil für langgestreckte, kriechende oder schwimmende Thiere zu sein, wenigstens wenn man die Schnelligkeit und Stetigkeit der Fortbewegung vorzugsweise ins Auge fasst; diese hängt bei den schwimmenden Thieren langgestreckter Gestalt oder selbst bei den kriechenden viel mehr von der Gewalt der schlagenden Körperbewegungen ab. Dem entsprechend sind bei den langgestreckten Amphibien, Reptilien und Fischen — also gerade bei den Formen, welchen nach Dohrn die zwei Gliedmassenpaare von besonderem Nutzen sein müssten — diese Beine gänzlich unterdrückt oder rudimentär, völlig nutzlos geworden. Die Dohrn'sche Ansicht ist also als Hypothese ebenso wenig befriedigend, wie die von His und es bleibt die Frage nach den Ursachen der ersten Entstehung der vier Wirbelthiergliedmassen,

---

[1]) His, Unsere Körperform etc., und in mehreren seiner früheren Arbeiten.

[2]) Dohrn, Functionswechsel, 1875 p. 14, 15.

ebenso auch die nach der Bildung der oft sehr zahlreichen Arthropodenbeine nach meinem Dafürhalten beständig eine offene.

§. 18. Das Gefässsystem und die Athmungsorgane.

Hier bei den Circulations- und Athmungsorganen liegt die Uebereinstimmung zwischen denen der Wirbelthiere und gegliederten Wirbellosen so auf der Hand, dass es fast überfüssig erscheinen möchte, noch einmal auf dieselbe hinzuweisen. Die früher in dieser Richtung gegebenen Andeutungen können indessen hier ein wenig weiter ausgeführt werden.

Auf der Cardialseite liegt ausnahmslos bei allen gegliederten Thieren das Herz, d. h. derjenige Abschnitt des Gefässsystems, in welchem die Blutströmung (fast ausnahmslos) von hinten nach vorn erfolgt, welches immer contractil ist und ausschliesslich die Klappen enthält, wenn solche überhaupt vorhanden sind. Es ist ferner immer ein venöses Herz (bei den Wirbelthieren theilweise nur während des Embryonalstadiums) und es treibt direct das Blut zu jenen Athmungsorganen, welche allein den drei gegliederten Thierclassen gleichmässig zukommen, zu den (äusseren oder inneren) Kiemen des Kopfes.

Von dem ersten Satz sind bis jetzt bei Wirbelthieren und Anneliden keine Ausnahmen bekannt; in beiden Classen ist regelmässig die Blutströmung von hinten nach vorn gerichtet. Nur bei den Gliederthieren finden sich Ausnahmen von dieser Regel; bei manchen Crustaceen und einigen Arachniden geht vom Herzen aus sowohl ein Strom nach hinten, als nach vorn hin. In solchen Fällen ist aber das Herz von den (nicht contractilen?) Gefässen immer scharf abgesetzt und es liegt dann allemal da, wo der ihm entsprechende Abschnitt des Rückengefässes der Anneliden auch liegt: an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf. Wir können daher bei den Arthropoden die mitunter eintretende Umkehrung des Blutstromes im Rumpf (Abdomen) als eine für diese eigenthümliche Ausbildung des Gefässsystems ansehen, da einerseits die Richtung des Blutstromes im Kopf die normale bleibt, andrerseits derjenige Abschnitt, den wir dort als Herz in engeren Sinne bezeichnen, sich auch bei den Anneliden nachweisen lässt.

Es ist ausschliesslich das auf der Cardialseite liegende Gefäss oder Herz dasjenige, welches — wenn überhaupt vorhanden — nie seine Contractilität einbüsst. Bei Gliederfüsslern ist ausschliesslich das eigentliche Herz (Crustaceen) oder das sogenannte Rücken-Gefäss contractil. Bei den Wirbelthieren finden sich mitunter noch contractile Venen und Lymphgefässe; aber auch hier ist es wieder nur das Herz, welches die Fähigkeit rhythmischer Zusammenziehung nie einbüsst, während die andern rhythmisch

sich contrahirenden Organe ungemein schwankend sind. Bei den Anneliden endlich finden wir sehr häufig contractile Bauchgefässe, Seitengefässe oder selbst besonders eingeschaltete contractile Gefässräume (manche Oligochaeten, Piscicola, Clepsine etc.). Während aber in Bezug auf diese letzteren eine ganz ausserordentliche Mannichfaltigkeit herrscht, ist es wiederum nur das Rückengefäss — das eigentliche Herz —, welches nie seine Contractilität einbüsst und ausschliesslich Klappen enthält.

Bei allen Wirbelthierembryonen und bei allen echten Fischen ist das Herz immer ein venöses, welches das Blut den im hinteren Theil des Kopfes liegenden Athmungsorganen direct zutreibt. Hiervon machen scheinbar die Arthropoden eine Ausnahme, bei denen oft das durch die Tracheen arterisirte Blut in das Herz eintritt und von diesem aus in den Körper direct übergeführt wird. Aber es lässt sich die Luftathmung der Gliederfüssler nicht der Kiemenathmung der Wirbelthiere oder Anneliden morphologisch vergleichen, da sie in morphologisch verschiedenen Gliedern des Körpers vor sich geht. Schwieriger könnte es scheinen, den Einwand zu beseitigen, den man aus der Anwesenheit von Kiemen am Abdomen und Thorax mancher Crustaceen und Insecten entnehmen könnte. Wenn man indessen bedenkt, dass auch schon bei Anneliden solche Athmungsorgane sowohl am Kopf, wie am Körper vorkommen, so wird man jenem Argument kein grosses Gewicht beilegen können; denn auch bei Crustaceen giebt es Formen, bei denen die äusseren Kiemen auf einen kleinen, bald vorderen, bald hinteren Abschnitt reducirt sind, sodass die verschiedenen hier auftretenden Beziehungen zwischen Gefässsystem und äusseren Athmungsorganen nur als weiter gehende Umbildungen des in den Anneliden repräsentirten einfacheren Typus erscheinen. Hier endlich liegen wiederum die verschiedenartigsten Verhältnisse neben einander. Wir kennen nicht parasitische Würmer mit gänzlich fehlenden Athmungsorganen und Gefässen (Capitella, Glycera, Notomastus); bald stehen äussere Kiemen an allen Rumpfgliedern, bald nur an den Kopfgliedern, bald an beiden zugleich; das Gefässsystem ist meistens ein völlig in sich geschlossenes, mitunter steht es direct mit der Leibeshöhle [1]) in Verbindung (Clepsine, Branchellion,

---

[1]) Es wird mitunter angegeben, das Gefässsystem der Blutegel sei gebildet durch Verengerung der Leibeshöhle. Dem muss ich entschieden widersprechen. Die Leibeshöhle entsteht durch Spaltung des mittleren Blattes und Bildung von Ursegmenthöhlen; sie umschliesst das sich bildende Gefässsystem und ist leicht bei jungen Thieren, noch besser bei Embryonen, als ein vom Gefässsystem verschiedenes Netz von Hohlräumen zu erkennen. Bei Clepsinen und andern Rüsselegeln ist das von Leydig beschriebene zweite Gefässsystem, in welches sich das eigentliche Herz hinten öffnet, eine Umbildung dieser Leibeshöhle; bei den andern Egeln scheint es fast vollständig zu verschwinden.

Pontobdella nach Leydig). Dann, wenn äussere Kiemen des Kopfes vorhanden sind, treibt das Rückengefäss das venöse Blut direct in die Athmungsorgane hinein (Taf. XIV, Fig. 31; von Hermella nach Quatrefages copirt). In sehr vielen Fällen lässt es endlich einen an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf gelegenen Abschnitt erkennen, der durch seine grosse Selbständigkeit, Erweiterung und Verbindung mit den hauptsächlichsten Athmungsorganen vom übrigen Rückengefäss scharf abgesetzt erscheint und dann auch längst schon als eigentliches Herz bezeichnet worden ist (Terebella). Aber es giebt auch Anneliden, bei welchen äussere Kiemen vollständig fehlen, denen aber nichts destoweniger ein solches Herz zukommt, das nach seinem Bau, seiner Lagerung und nach seiner Verbindung mit den Gefässen sich fast ebenso entschieden als echtes Herz zu erkennen giebt, wie das der Wirbelthierembryonen. Perrier [1]) hat jüngst einige Oligochaeten beschrieben, bei denen ein solches an der Kopfgrenze liegendes Herz in einer Ausbildung und Sonderung vorkommt, wie man sie sonst bei Anneliden nicht zu finden gewohnt ist. Bei der Gattung Urochaeta kommen sogar Anhangssäcke des Kopfdarmes vor, welche paarweise an diesem ansitzen, hart an die Epidermis herantreten und ein ungemein reiches Gefässnetz enthalten, dessen Aeste sich zwischen Darm und Bauchmark zum Bauchgefäss (Aorta) vereinigen. Nimmt man an, diese hohlen Säcke durchbrächen die Haut, sodass eine Oeffnung des Darmes durch seitliche Kopfspalten nach aussen zu Stande gebracht wäre, so würde man mit grossem Recht diese Säcke und ihre Spalten als Kiemensäcke und Kiemenspalten ansprechen können; der ganze Apparat würde im Wesentlichen durchaus dem Kiemenkorbe eines Petromyzon, Amphioxus oder Balanoglossus zu vergleichen sein. Ja, ich kann sogar die Vermuthung nicht unterdrücken, dass diese seitlichen Anhangsdrüsen des Kopfdarms von Urochaeta wirklich als Einsenkungen von aussen her, also als echte Kiemengänge entstanden sein mögen, sodass dann ihre Trennung von der Epidermis und der Schluss ihrer Kiemenspalten sich einigermassen dem weiter oben geschilderten Verhalten der zwei Kiemengänge von Chaetogaster an die Seite stellen würde. Ich habe endlich zwei Abbildungen von Ehlers, die ein Schema des Kreislaufes von Nereis geben, copirt, um zu zeigen, dass auch hier im Kopfe (Taf. XIV, Fig. 21) die Strömungsrichtung in der Aorta und im Herzen eine solche ist, wie sie meine Vergleichung mit derjenigen der Wirbelthiere verlangt; es geht ferner aus dem Schema des Hautkreislaufs (Taf. XIV, Fig. 20) eines Körpersegments hervor, dass hier

[1]) Perrier, Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres (genre Urochaeta). Archives d. Zool. p. Lacaze. T. III. 1874. Pl. XIII, XIV, XV.

im Rumpf die athmenden Anhänge der Beine nur Erweiterungen des Hautkreislaufs aufsitzen, also abhängig von den intersegmentalen Aortagefässen sind. Es sind also die scheinbar abweichenden Verhältnisse im Kreislauf der Rumpfsegmente gleichfalls auf das Schema der Wirbelthiere zu reduciren; oder besser gesagt, das letztere erscheint nur als eine nach einseitiger Richtung hin erfolgte Umbildung des in den Anneliden vorhandenen gleichmässigeren Typus.

Diese Hinweise genügen — wenigstens einstweilen — um zu zeigen, dass das Gefässsystem der Anneliden und seine Beziehungen zu den Athmungsorganen des Kopfes gleichartiger entwickelt sind, als bei den zwei andern gegliederten Thierclassen und dass die Ringelwürmer alle oder doch fast alle Umbildungen, die dasselbe bei jenen erfährt, mehr oder minder kenntlich angedeutet enthält. Hier, wie in allen andern Organen, ist der Annelidentypus der embryonale, gleichartige, der aber in sich alle Elemente zu einer nach den verschiedensten Richtungen hin auseinandergehenden Sonderung enthält, ohne dass der gemeinsame Typus dadurch verwischt würde. Dieser aber ist bezeichnet durch die zwischen Darm und Nerv liegende Aorta mit dem Blutstrom von hinten nach vorn, durch das unter (oder über) dem Darm liegende Herz und die directe Verbindung des letzteren mit den äusseren (oder inneren?) Athmungsorganen des hinteren Kopftheiles.

Ich kann endlich nicht umhin, auf eine merkwürdige, allerdings erst an wenigen Wirbelthieren festgestellte Thatsache in der Entwickelung des Wirbelthierherzens hinzuweisen. Es ist durch Hensen [1], Kölliker [2]) und Gasser [3]) gezeigt worden, dass das Herz der höheren Wirbelthiere aus zwei ursprünglich ganz und gar getrennten Anlagen zusammenwächst; diese Beobachtung beweist, dass das Wirbelthierherz kein eigentlich unpaares Organ sei, sondern dass es als ein typisch symmetrisches, aus zwei Hälften bestehendes aufgefasst werden müsse. Genau das gleiche Verhältniss aber giebt auch Claus [4]) für das Rückengefäss von Apus, Metschnikoff [5]) für das

[1]) Hensen, im Archiv f. Ohrenheilkunde Bd. II. Referat über Böttcher und Beobachtungen über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Z. f. Anat. u. Entw. Bd. I. 1876. p. 367.

[2]) Kölliker, Ueber die erste Entwickelung im Säugethierembryo. Phys. med. Verhandl. Bd. IX. 1876.

[3]) Gasser, Ueber die Entstehung des Herzens beim Huhn. Marburger Sitzungsber. 1876. Nr. 2.

[4]) Claus, Zur Kenntniss des Baues und der Entwickelung von Branchipus und Apus. Göttinger Abhandlungen 1873. pag. 8.

[5]) Metschnikoff, Embryologisches über Geophilus. Z. f. w. Z. Bd. 25. 1875. T. XXI, Fig. 14, 16.

von Geophilus an; auch bei den Anneliden dürfte, wie mir nach allerdings unvollendeten Beobachtungen wahrscheinlich ist, das Rückengefäss entstehen durch Verwachsung zweier medialer Parthien der Mesodermkeimstreifen, nachdem diese sich um den Darm herumgekrümmt haben. Dies würde die Thatsache, dass das Rückengefäss mitunter bei Anneliden ersetzt ist durch zwei Gefässe, erklären; wie im Nervensystem hätte sich auch ein embryonaler Zustand in der Ausbildung des Herzens bei den Anneliden allein unter allen gegliederten Thieren erhalten. Ganz besonders instructiv ist in dieser Beziehung das Gefässsystem von Hermella nach Quatrefages [1]; bei diesem Wurm ist im Rumpftheil das Rückengefäss doppelt, und die so entstandenen zwei Gefässe liegen recht weit von einander entfernt; im Kopfe dagegen (Thorax bei Quatrefages) verschmelzen sie zu einem echten Herzen.

§. 19. Das Urogenitalsystem.

Es ist, glaube ich, durch meine zwei ersten Arbeiten [2]) zur Genüge erwiesen worden, dass das Urogenitalsystem der Wirbelthiere nach dem gleichen Typus gebaut ist, wie das der Anneliden. Segmentweise im Bereiche des Rumpfes sich wiederholende Segmentalorgane verwachsen mit einander und mit dem primären Urnierengang zu dem allen Vertebraten — mit Ausnahme natürlich des Amphioxus — zukommenden Urnierensystem; gewisse Abschnitte desselben treten als Leitungsorgane für die männlichen, wie weiblichen Keimproducte in Verbindung mit den Keimdrüsen, welche, identisch ihrer ersten Anlage nach, links und rechts neben der Aorta zwischen dem Mesenterium und den beiden Urnieren angebracht sind.

Während aber bei den Wirbelthieren dieser Typus ursprünglich sehr gleichförmig ist, und sich erst später — in der systematischen Reihe oder ontogenetisch — Umbildungen desselben einstellen, welche für die Vertebraten vorzugsweise charakteristisch sind: verharrt das Urogenitalsystem der Anneliden fast durchweg auf dem embryonalen Standpunkt, findet aber in diesem bereits eine sehr mannichfaltige Durchbildung. Nur bei einer recht geringen Zahl von Anneliden treten einzelne Segmentalorgane in directe Verbindung mit den Keimdrüsen (Oligochaeten, vielleicht auch Hirudineen); sie erfahren selbst keine weitere Umbildung und dienen, einander bei den beiden Geschlechtern morphologisch entsprechend, beiden Keimstoffen als Ausführungsorgane; sie treten nie (vielleicht nur mit Ausnahme der Hirudineen und Oligochaeten) mit einem dem primären Urnierengang der Wirbelthiere zu vergleichenden Canal in Verbindung, sondern

---

[1]) Quatrefages, A. d. Sc. Nat. 3. Ser. T. X. Pl. 2. Fig. I. IV.

[2]) Diese „Arbeiten" etc. Bd. II. „Stammverwandtschaft" und „Urogenitalsystem".

münden meist isolirt von einander in jedem Segmente paarweise aus. Häufig entstehen keine besonderen Keimdrüsen, sondern Eier, wie Samenkörperchen entwickeln sich bald hier, bald da aus dem Leibeshöhlenepithel oder dem der Gefässe; oft genug werden die Stellen der Leibeshöhle, wo das Epithel sich in Keimepithel umzuwandeln vermag, auf einzelne Bezirke beschränkt, dann aber scheint es allemal die auf der Neuralseite links und rechts neben der Aorta, zwischen ihr und den Segmentalorganen gelegene Furche zu sein, in welcher Eier und Samenkörperchen gebildet werden. Dies ist z. B. bei allen, bisher von mir untersuchten Sabelliden der Fall. Ein durch die entsprechende Körperstelle geführter Durchschnitt zeigt die oft in der Mittellinie verschmolzene und die Aorta umfassende Keimdrüse seitlich begrenzt von den Segmentalorganen — genau wie bei Wirbelthieren. Fast noch ähnlicher ist ein Durchschnitt durch einen Lumbricus in der Gegend der weiblichen Geschlechtsdrüse; die beiden Ovarien hängen hier als getrennte Keimdrüsen neben dem Mesenterium, welches die Aorta trägt; weit nach aussen trifft man den Durchschnitt eines Segmentalorgans; ja bei den männlichen Theilen liegt der vereinigte Samenleiter genau so, wie der primäre Urnierengang bei den Wirbelthieren. Auch bei den Hirudineen entstehen die Geschlechtsdrüsen an der Neuralseite neben der Mittellinie.

In allen diesen Fällen nun gehört das Zellensubstrat, aus welchem sich bei Anneliden die Keimdrüsen entwickeln, der neuralen Platte an; es unterlagert direct den neuralen Muskelplatten, und ist durch diese in ihrer Lage bestimmt. Anders die Segmentalorgane. Sie gehören dem Seitenfelde an, d. h. der Borstenfurche zwischen Neuralmuskelplatte und dem neuralen Seitenmuskel oder — wo die Seitenmuskel fehlen — dem Seitenfelde. Entsprechend der verschiedenartigen Ausbildung des letzteren bei den Anneliden ist denn auch die Ausmündung der zu dem Urogenitalsystem gehörenden Segmentalorgane [1]) bald mehr neural- bald mehr cardialwärts. Ganz abweichend dagegen verhalten sich die Ausführgänge der Geschlechtsproducte bei manchen Meeresanneliden; sie liegen nach Ehlers auf der Rückenfläche bei Euphrosyne [2]), in der dorsalen Medianlinie bei Myxicola; bei Capitella capitata liegen sie gleichfalls auf dem Rücken.

Wir sehen also auch hier wieder eine grosse Mannichfaltigkeit in der Ausbildung sowohl der Keimdrüsen, wie ihrer Ausführgänge. Trotzdem bewahren sie eine gewisse Gleichförmigkeit, welche durch einen weiteren, die

---

[1]) Es öffnen sich z. B. die Segmentalorgane auf dem Rücken bei Dasybranchus caducus (Claparède, Glanures zootomiques etc. p. 518); bei Notomastus ibid. p. 513, 515; bei Cirratulus und Audouinia (Clap. Golfe de Nâples II. p. 6).

[2]) Ehlers, Borstenwürmer p. 42.

Hauptabschnitte des Körpers der Anneliden nicht so scharf von einander absetzenden Charakter verstärkt wird. Bei allen echten Wirbelthieren gehören die Keimdrüsen und die Nieren dem Rumpfe zu; Kopf- und Caudalnieren der Knochenfische sind nur secundär durch ungleiches Wachsthum der einzelnen Organe in diese Regionen gerathen; höchstens bei den Larven der Cyclostomen finden sich Theile der Urniere im wirklichen Kopf. Bei den Anneliden dagegen enthalten echte Kopfglieder sowohl Keimdrüsen oder deren Anhangsorgane, als auch Segmentalorgane. Dennoch spricht sich auch schon bei den Ringelwürmern der bei den Wirbelthieren völlig scharf durchgeführte Gegensatz aus; denn bei der weitaus grössten Mehrzahl der Formen entwickeln sich die Keimdrüsen nur im Rumpftheil; kommen sie doch — wie bei Oligochaeten — im Kopftheil vor, so gehören sie fast ausnahmslos den letzten Kopfsegmenten an. Die Segmentalorgane endlich sind als solche im Kopftheil fast nie erhalten geblieben, zum Theil vielleicht in andre Organe (Spinndrüsen der tubicolen Würmer nach Claparède) umgewandelt, wenn es überhaupt Segmentalorgane sind. Nur bei Amphioxus und bei Balanoglossus sind die Keimdrüsen auf den Kiementheil, den wir nach dem früher Bemerkten als zum Kopf gehörig anzusehen haben, beschränkt, während sie ihrem Rumpftheil völlig mangeln; Segmentalorgane sind bei beiden bis jetzt nicht aufgefunden.

Mehr als diese Andeutungen zu geben, bin ich einstweilen nicht im Stande; es würde der Versuch, das Urogenitalsystem der Wirbelthiere als nach einer einzigen, doch schon bei den Anneliden angedeuteten Richtung hin erfolgte Umbildung des bei diesen am einfachsten und gleichmässigsten ausgeprägten Typus auch im Besonderen nachzuweisen, eine Reihe zeitraubender Untersuchungen erfordern, die ich zunächst nicht anstellen wollte. Ich würde froh sein, wenn ein Anderer diese Arbeit auf sich nehmen möchte. Soviel aber glaube ich gezeigt zu haben, dass sich zwischen dem Urogenitalsystem der Anneliden und Vertebraten eine Menge Parallelen deutlich erkennen lassen; der einzige, noch problematische Punkt ist die Frage nach der Herkunft des primären Urnierenganges bei den Wirbelthieren. Sein ungemein frühzeitiges Auftreten lässt annehmen, dass es ein sehr altes Erbstück der Wirbelthierahnen sei; bis jetzt ist es bei keinem wirbellosen Thier — geschweige denn bei dem ehrwürdigen Amphioxus und den wohl noch ehrwürdigeren Ascidien, trotz Haeckel und Giard —, aufgefunden worden. Richtige Fragestellung bei der Untersuchung wird meines Erachtens auch hier die momentan vorhandene Lücke ausfüllen.

Weit schlimmer sieht es aber mit einem Vergleich des Urogenitalsystems der Arthropoden und Anneliden aus. Die Polzellen bei den

Insecten, der häufige Mangel aller Segmentirung, die Verbindung der Ausführgänge mit den verschiedensten Rumpfsegmenten und endlich die Wahrscheinlichkeit, dass das System der Segmentalorgane gänzlich verschwunden (Crustaceen) oder in das Tracheensystem (Myriapoden, Insecten) umgewandelt worden sei, lassen einstweilen keine solche Vergleichung zu. Hier bleibt eben noch Alles zu thun übrig. Dies negative Ergebniss kann indessen in keiner Weise benutzt werden als ein Argument gegen die, aus besser bekannten Verhältnissen hervorgehende Folgerung: dass die Gliederfüssler eine nach einer andern Richtung, als die der Wirbelthiere, hin erfolgte Umbildung des gleichmässigeren Annelidentypus erkennen lassen. Denn sonst könnte man überhaupt immer aus der Thatsache des Nichtwissens oder Nichtverstehens ein Argument gegen eine durch positive Beobachtungen wohl beglaubigte Ansicht schmieden. Wir wissen, dass das Chlorophyll auch bei gewissen Pflanzen in vollständiger Dunkelheit zu voller Ausbildung gelangen kann, aber wir kennen die Ursachen davon nicht, oder nicht genau. Daraus nun, dass wir sie hier nicht kennen, schliessen wollen, es sei die nachgewiesene Thatsache der directen Abhängigkeit und Entstehung des Chlorophylls bei den übrigen blattgrünen Pflanzen von der Wirkung des Lichts falsch, würde meines Erachtens eine ähnliche Dummheit sein, wie wenn man hier sagen wollte: weil wir das Urogenitalsystem der Arthropoden — wegen gänzlich mangelnder Beobachtungen — noch nicht in seinen Einzelheiten aus dem der Anneliden ableiten können, kann es auch nicht dem Typus des Annelidengenitalsystems angehören.

V. Abschnitt. Einwände gegen die gewonnenen Ergebnisse.

Sie sind zweierlei Art, directe oder indirecte. Jene betonen die zwischen den Anneliden einerseits und den Wirbelthieren oder Arthropoden andrerseits factisch bestehenden Verschiedenheiten, um die im 3. und 4. Abschnitt nachgewiesenen Uebereinstimmungen zu entkräften; diese suchen zu erweisen, dass es andere Thiere gäbe, welche zu den Vertebraten in viel näherem Verwandtschaftsverhältniss stünden, als die Ringelwürmer. Wir wollen jene zuerst untersuchen.

§. 20. Die directen Einwände.

Es lässt sich nicht bestreiten, dass zwischen Anneliden, Wirbelthieren und Arthropoden grosse und auffallende Unterschiede bestehen; sie müssen vorhanden sein, denn sonst würde man keine Berechtigung haben, diese drei Classen (Kreise) im zoologischen System zu trennen. Aber es fragt

sich, und scheint einer kurzen Untersuchung werth, ob denn jene Unterschiede wirklich, — wie behauptet wird —, den systematischen Gegensatz vor Allem zwischen Anneliden und Wirbelthieren erweisen oder ob sie nicht vielmehr leicht als Umbildungen eines und desselben, bei den Anneliden am einfachsten ausgeprägten Typus zu erkennen sein werden. Wir wollen in dieser Richtung das Verhältniss der Anneliden erst zu den Wirbelthieren, dann zu den Arthropoden untersuchen.

I. Anneliden und Wirbelthiere. Es muss hier vor Allem daran erinnert werden, dass ich den Amphioxus nicht als Wirbelthier gelten lassen und die Besprechung seiner Aehnlichkeiten mit dieser oder jener Thiergruppe erst in dem Capitel über die indirecten Einwände geben kann.

Ueber die wichtigste, von meinen Gegnern gemachte Einwendung, die Verschiedenheit in den allgemeinen Lagerungsbeziehungen der Körperregionen zum Erdboden habe ich mich weiter oben (pag. 131—142) ausführlich genug ausgesprochen, um hier auf abermalige Discussion verzichten zu können. Nur das Eine will ich hier nochmals nachdrücklichst hervorheben. Wir lesen als freilich vergessenes Erbstück der schönsten Zeit der Naturphilosophie auch jetzt noch fast überall die Redensart, es sei in der Orientirung im Raume, also in der Lagerung zum Erdboden, ein die morphologische Anordnung der Glieder des Thierkörpers bestimmendes ursächliches Moment zu erblicken. Ob nun der Morphologe jetzt sagt, die Beziehung zum Erdboden bestimme eine Verschiedenheit zwischen Bauch und Rückenseite, oder ob die Naturphilosophen von einem der Erde zugewandten Attractions- und einem abgekehrten Repulsions- oder Excretionspol sprechen, bleibt im Grunde nur verschiedenartiges Gewand für denselben falschen, unbeweisbaren Gedanken. Dergleichen sogenannte causale Momente für die Entstehung der Körperform aufsuchen, mag ganz dankenswerthe und angenehme, weil leichte Arbeit sein; aber nie ist durch die blos denkbare Möglichkeit ihrer wirklichen Wirksamkeit der Nachweis dieser letzteren zu liefern. Wenn wirklich — wie das ganz dogmatisch und philosophisch unklar gesagt wird — die Lagerung gegen die Erde, die Richtung auf die zu suchende Beute den Bauch vom Rücken unterschied und den Mund an die Kopfseite voran legte, so könnte jetzt dieser physiologische Einfluss (der Schwerkraft?) nicht aufgehoben sein. Thatsächlich ist das aber der Fall. Bei den meisten lebendig gebärenden, allen ovoviviparen Thieren ändern die Eier oder Keimscheiben fortwährend ihre Lage zum Erdboden; bei sehr vielen abgelegten Eiern ist gleichfalls diese Richtung gänzlich unbestimmt. Die Keimwülste eines Egelembryos, welche seine Bauchseite vollständig scharf bestimmen, ehe noch eine Spur von

Mund vorhanden ist, sind ihrer Lage nach völlig wechselnd; hat der Embryo z. B. einer Nephelis angefangen, sich abzuplatten, so legt er sich nun allerdings mit dieser platten Fläche gegen die flache Seite der Eischale — wie schon Rathke richtig angiebt —; aber lange vorher schon hat der Mund des kugelförmigen Embryos, dessen Keimscheibe ganz verschieden liegt, das umgebende Eiweiss aufzusaugen begonnen. Man wird vielleicht sagen, in allen solchen Fällen sei die Kraft der Vererbung so gross geworden, dass nun die directe Einmischung des Erdbodens oder der Nahrung auf die Gestaltung des Thieres und auf die Veränderung ihrer Axen überflüssig erscheine. Darin könnte ich freilich nur eine der thierischen Morphologie übel anstehende Liebäugelei sehen mit der sogenannten exacten Methode, die Alles, selbst das Unverständlichste, gleich auf Causalmomente zurückführen will, zurückführen zu können glaubt; ich könnte ihr ferner die entgegengesetzte Annahme gegenüberstellen, dass die Richtung des Thieres auf die Beute, also das Kopfende, bestimmt werde durch das schon vor der Ausübung seiner Function vorhandene Organ zum Fang; oder dass das Thier sich mit seinem bereits lange vor dem Kriechen ausgebildeten und in allen seinen typischen Theilen angelegten Bauch desshalb gegen den Erdboden wende, weil eben der Bauch dazu am Geschicktesten ist. Wo der Rücken passender dazu erscheint, dreht sich bekanntlich manches Thier vollständig um; und es ist ganz falsch, zu sagen, dass ausnahmslos der Mund grade an der passendsten Stelle zum Fangen der Beute angebracht sei. Man mache Experimente, man zeige, dass in der That die Schwerkraft [1]) — wie bei den Blättern der Pflanzen — die behauptete Einwirkung habe; aber man rede sich doch nicht ein, dass Jedermann gleich eine Hypothese als eine Thatsache, eine nachweisbar wenig durchdachte Idee als fruchtbaren Gedanken ansehen solle, blos weil ihr Autor sie äussert und aufstellt und in autokratischem Machtgefühle von ihrem längst gegebenen Nachweise spricht.

Eine zweite Verschiedenheit wird zwischen den gegliederten Wirbellosen und Wirbelthieren durch den Mangel eines gegliederten Skelettes bei jenen bezeichnet. Aber dieser Unterschied ist nicht massgebend; denn man stellt

---

[1]) Dies Wort kommt allerdings bei den Gegnern nicht vor. Aber eine andere Einwirkung des Erdbodens auf den Embryo eines Säugethiers etc., wie sie durch die Richtung der Schwerkraft zum Erdboden hin gegeben ist, kann gar nicht vorhanden sein. Ich glaube sogar durch die Anwendung dieses Wortes den zu Grunde liegenden Gedanken richtiger auszudrücken, als dies von den modernen Morphologen geschieht; würden sie gegen die Anwendung desselben protestiren, so läge allerdings in ihren Redensarten nur noch die unklarste Symbolik, deren sich ein Naturforscher schuldig machen könnte.

auch die Cyclostomen mit gänzlich ungegliedertem Knorpelrohr und persistirender chorda dorsalis zu den Wirbelthieren, ja selbst den Amphioxus, obgleich er nur eine chorda besitzt, welche ihrer Structur nach sich ganz wesentlich von derjenigen aller echten Wirbelthiere unterscheidet. Und wenn man nun gar den Zellstrang der Ascidienlarven, der hauptsächlich dem Schwanz angehört, ja selbst den inneren zelligen Axenstrang des Schwanzes einer Cercarie mit der Wirbelthierchorda vergleicht, so hat man natürlich das Recht, jeden Zellstrang diesem Organ gleichzustellen, wenn er mit ihm nur in der Lagerung einigermassen übereinstimmt. Dies ist aber entschieden mit dem Zellstrang der Fall, den ich bei Nais und Chaetogaster aufgefunden habe, und der auch nach Kowalewsky bei Embryonen anderer Oligochaeten vorzukommen scheint; er bildet eine Zeitlang eine continuirliche Axe, welche zwischen Nervensystem und Darm liegt, neben sich die einfache oder doppelte Aorta liegen hat; er entspricht einer Horizontalebene, von welcher aus das Muskelrohr sich neuralwärts um das Nervensystem, cardialwärts um den Darm herumkrümmt. Wir dürfen ferner nicht vergessen, dass wir bis jetzt auf diese Theile bei Anneliden gar nicht oder kaum geachtet haben (auf die schon oben kurz besprochene, sehr problematische chorda der Schmetterlinge glaube ich keine Rücksicht nehmen zu dürfen); es wäre also immerhin möglich, dass auch einmal bei Anneliden solche Axenstränge von complicirterem, dem der Wirbelthierchorda mehr ähnlichen Bau gefunden würden. Ich darf und kann dabei nicht verschweigen, dass es in der That an der betreffenden Stelle häufig sehr eigenthümliche Gewebsstränge bei Anneliden giebt, welche kaum etwas andres sein können, als eine chorda; Ray Lankester spricht mit Entschiedenheit von Rudimenten einer solchen bei Glycera; ich selbst finde im Halstheil von Balanoglossus mitunter einen eigenthümlichen Strang, den ich fast als chorda ansprechen möchte. Es sind indessen die Verhältnisse bei diesem wunderbaren Thier so ausserordentlich complicirt und abweichend vom Gewöhnlichen, dass hier die blos vergleichend-anatomische Untersuchung ohne die Embryologie noch viel weniger, als anderswo, zum Ziele führt. Die bisher über dies Thier vorliegenden embryologischen Arbeiten aber berücksichtigen die Entstehung der Organe aus den Keimblättern gar nicht.

Es kann hiernach, da überhaupt den Wirbellosen eine Chorda (Ascidien) zugeschrieben wird, die Verschiedenheit in der Umbildung und Differenzirung dieser selbst und der sich um sie herumlegenden Schichten nicht als Beweis typischer Verschiedenheit zwischen Vertebraten und gegliederten Wirbellosen angesehen werden. Man muss dagegen in der Thatsache, dass die sich bei den Wirbelthieren ganz allmälig entwickelnde

Wirbelsäule in ihrer Segmentirung nicht mit der durch die Ursegmente angedeuteten Gliederung übereinstimmt (Remak), eine für die Vertebraten charakteristische Umbildung des am einfachsten bei den Anneliden ausgeprägten Typus sehen: ein ganz einfacher, bei den Oligochaeten bald zu Grunde gehender Zellstrang scheidet den Körper als Hauptaxe in die neurale und cardiale Hälfte, der dann bei den Wirbelthieren sich stärker ausbildet, länger persistirt und nun den Kern abgiebt, um welchen herum sich das selbständige und in seiner eigenthümlichen Gestalt und in seiner von der Ursegmentirung abweichenden Gliederung so bezeichnende knorpelige oder knöcherne Skelett derselben ausbildet.

Es wird ferner nicht selten als Unterschied zwischen Wirbelthieren und Arthropoden die verschiedene Lage des Embryos zum Dotter angesehen; jene sollen einen bauchständigen, diese einen rückenständigen Dotter haben und bei jenen soll auch die Axenkrümmung des Embryos eine andere sein, als bei diesen. Das letztere[1]) ist aber gar nicht durchweg richtig (s. Taf. XIV, Fig. 26, 27, 29, 19, 13). Es giebt zahlreiche Arthropoden, bei welchen die convexe Seite des Embryos auch die Neuralseite ist, wie bei Wirbelthieren; bei Anneliden ist diese Wirbelthierkrümmung des Embryos sogar die Regel. Bei allen Hirudineen ohne Ausnahme ist die Neuralseite die convexe, wie bei Wirbelthieren; wenn sich später dies Verhältniss umkehrt und die Neuralseite die flache oder gar concave wird, so beruht dies doch wohl auf einer Verschiedenheit in der Entwickelung der Körpermuskulatur. Dass diese aber ihrem typischen Bau, wie ihrer ersten Entstehung nach mit derjenigen der Wirbelthiere übereinstimmt, habe ich oben gezeigt. Ich habe auf Taf. XIV einige Abbildungen solcher Embryonen copirt oder neu gegeben, um das hier Gesagte zu illustriren. Dass endlich der Ausdruck „bauchständiger und rückenständiger Dotter" nur basirt auf der schon mehrfach zurückgewiesenen, alten Anschauung vom Gegensatz des Bauches oder Rückens der Gliederthiere und Wirbelthiere, braucht wohl nicht erst besonders gezeigt zu werden. Es ist vielmehr nach der von mir angewandten Terminologie bei allen Arthropoden und Anneliden der Dotter cardialständig, wie bei Wirbelthieren, und zwischen ihm und dem Nervensystem liegt überall die Axe, welche die Neuralseite von der Cardialseite scheidet.

Das für die Wirbelthiere so charakteristische Nervenrohr fehlt wohl zweifellos bei den Anneliden und Arthropoden. Nun will ich hier kein Gewicht

---

[1]) Diese Thatsachen sind allbekannt, zuerst aber von Dohrn (Functionswechsel) in der hier versuchten Weise benutzt worden.

darauf legen, dass Metschnikoff[1]) angiebt, bei Chelifer, Teleas und einigen Chaetopoden Höhlungen im dorsalen Schlundganglion gesehen zu haben; ich kann ebenso auf die kurze Notiz Giard's[2]) über die Entstehung des Nervensystems von Salmacina (Protula) Dysteri nur hinweisen, obgleich sie sich fast so liest, als habe derselbe hier ein wirkliches Neuralrohr beobachtet; auch die nach Nitsche[3]) bei Bryozoen auftretende primitive Höhlung des Gehirns kann hier nicht benutzt werden, da ich die Verwandtschaftsbeziehungen der Moosthierchen noch nicht als verstanden ansehen kann. Aber selbst zugegeben, dass alle diese — und noch einige andere — Fälle von Andeutungen eines Nervenrohrs bei gegliederten Wirbellosen sich als unbrauchbar, weil nicht existirend, erweisen sollten, so könnte nach meiner Ueberzeugung das Nervenrohr als solches doch nicht als ein Beweis der typischen Gegensätze zwischen Wirbelthieren und Anneliden angesehen werden. Denn wir wissen, dass es bei den Knochenfischen nicht so entsteht, wie bei den übrigen Wirbelthieren, nicht durch Schluss einer Rückenfurche (secundären Neuralfurche), sondern durch Aushöhlung des verdickten Ectodermstranges, welcher das centrale Nervensystem hervorbringt. Genau die gleiche Entstehungsweise des centralen Ganglienstranges habe ich bei Nais nachgewiesen; auch hier bildet sich ein mittlerer Zellwulst — die Ectodermknospe — und die primitive Neuralfurche verstreicht, wie bei den Knochenfischen; beiden Thiergruppen fehlt ferner die secundäre Neuralfurche; die beiden Hälften aber, aus denen die Ectodermknospe besteht, werden deutlich bezeichnet durch eine Art Spalt in der letzteren, welche man sich nur vergrössert und persistirend zu denken braucht, um sofort eine Markhöhle entstehen zu sehen in völlig gleicher Weise, wie bei den Knochenfischen. Die Rohrnatur des Nervensystems verliert natürlich dadurch nicht ihre hohe Bedeutung für die Wirbelthiere, da sie diesen ausnahmslos zukommt; aber sie muss aufgefasst werden als weitere Umbildung des in den Anneliden am einfachsten entwickelten Typus.

Alle hier hervorgehobenen Einwände kann ich somit in keiner Weise gelten lassen; denn sie sind Verschiedenheiten in Bau und Entwickelung entnommen, die trotzdem den allen typisch gegliederten Thieren zukommen-

---

[1]) Metschnikoff, Entwickelungsgesch. d. Chelifer. Z. f. w. Z. 1871 Bd. 21. p. 513 sqq. Fig. 15.

[2]) Giard, Embryologie de Salmacina, Comptes-rendus 1875: „il existe . . une échancrure qui se continue par un sillon de l'exoderme. Ce sillon s'étend à peu près sur le tiers de la surface de l'oeuf; il se ferme rapidement, englobant ainsi des éléments exodermiques dans la partie centrale de l'embryon."

[3]) Nitsche, Beitr. z. Kenntn. d. Bryozoen V. Z. f. w. Z. Bd. 25. Supplementbd. 1875 p. 359 T. XXIV, Fig. 1—3.

den Typus deutlich erkennen lassen. Anders liegt dagegen die Sache mit den jetzt noch zu besprechenden Verschiedenheiten.

Es leidet keinen Zweifel, dass der Mund der Wirbelthiere dem der Anneliden nicht gleichgestellt werden kann; dort liegt er auf der Cardialseite, hier auf der Neuralseite; dort geht der Schlund unter dem Gehirn weg, hier durchbohrt er das Kopfmark, sodass ein Schlundring entsteht; bei den Anneliden tritt er sehr früh auf, bei den Wirbelthieren sehr spät. In diesem Gegensatz liegt allerdings eine bedeutende Schwierigkeit; denn es ist unmöglich, oder es scheint wenigstens jetzt so, den Wirbelthiermund als eine directe Umbildung desjenigen der Würmer aufzufassen. Diesen Punkt hat Dohrn* in seinem bekannten phantasiereichen Buche in eingehender Weise besprochen, und er kommt dabei — allerdings nicht auf Grund von Beobachtungen, sondern nur in Folge theilweise sehr gewagter Hypothesen — zu dem Resultat, es sei der Wirbelthiermund entstanden zu denken durch Verschmelzung des ersten auf der Cardialseite liegenden Kiemenspaltenpaares, welches nach seinen Ansichten dem hypothetisch anzunehmenden Urwirbelwurm zugekommen sei.

Auf den ersten Blick könnten nun die Verhältnisse, wie ich sie oben ausführlich von Chaetogaster geschildert habe, als eine Bestätigung der Dohrn'schen Hypothese angesehen werden; ob er sie aufgestellt hat auf Grund ähnlicher Beobachtungen, lässt sich aus seinem Buche nicht ersehen. Ich habe zwei in seitlichen Oeffnungen mündende Kiemengänge beschrieben, welche zum Vordertheil des Kopfdarms verschmelzen; und man könnte geneigt sein, hier wirklich die Entstehung des Mundes durch die Vereinigung der beiden Kiemenspalten als erwiesen anzunehmen. Man vergässe indessen dann erstlich, dass schon vor dieser Vereinigung die Mundhöhle sich als selbständige mittlere Einsenkung bildet (s. p. 237 etc.), mit welcher erst die beiden Kiemengänge spät verschmelzen; man ignorirte ferner dabei, dass bei Nais die Kiemengangwülste nie zu echten, nach aussen mündenden Kiemengängen werden, dass sie sich gar nicht an der Bildung des vorderen Abschnittes des Schlundes betheiligen, sondern in den Schlundkopf übergehen, und dass endlich hier die selbständige Einsenkung des Mundes in der Mittellinie ungemein deutlich ist. Auch bei vielen anderen Anneliden ist dies entschieden der Fall; bei allen Hirudineen z. B. tritt der Mund sehr früh auf, lange vor der Einsenkung des symmetrischen Kopfkeimstreifens, dessen Betheiligung am Aufbau des Schlundes oder Kopfdarms dieser Thiere sehr wahrscheinlich ist (s. p. 247). Hier waltet also nur ein Unterschied in der Zeitfolge des Auftretens der einzelnen Theile des Kopfdarmes ab; die Kiemengangwülste — oder ihnen entsprechende Abschnitte des Kopfkeimstreifens — treten bald vor Bildung

des Mundes (Naiden etc.), bald nach derselben (Lumbricus?, Hirudineen) auf; immer aber bildet sich der Mund und die Mundhöhle durch eine, in der Mittellinie liegende unpaare Einsenkung des Ectoderms, während der Kiementheil des Kopfdarms trotz seiner mannichfachen Varianten immer aus den beiden Kopfkeimstreifhälften hervorgebildet wird. Ich kann also auch meine Beobachtungen, so leid es mir thut, nicht als eine Bestätigung der Dohrn'schen Hypothese gelten lassen, sondern ich muss sie als Widerspruch derselben und zwar als endgültige auffassen. Ich sage, leider! denn die alte Idee, so die complicirtesten Organe allmälig auf immer einfachere und einer anderen Function dienende Theile zurückzuführen, schien mir grade in Bezug auf diesen Punkt durch Dohrn noch am Besten durchgeführt zu sein; schade ist nur, dass sich die Thatsachen der Entwickelung nicht mit ihr vertragen. Es ist dies doppelt zu beklagen, weil nun die alte Schwierigkeit wieder in ihr Recht eintritt; wäre es möglich, auch nur in einem einzigen Falle bei Anneliden die Entstehung des Mundes durch Verschmelzung zweier Kiemenspalten und ohne Betheiligung einer besonderen unpaaren Mundeinsenkung nachzuweisen, so würde damit die Möglichkeit jener Dohrn'schen Annahme erwiesen sein. Das ist aber nach den einzigen vorliegenden Beobachtungen nicht möglich.

Es fragt sich also abermals, ob der Mund der Wirbelthiere eine Neubildung oder eine Umbildung irgend eines anderen Annelidenorganes sei; denn dass er nicht gut aus den Kiemenspalten entstanden sein kann, glaube ich mindestens wahrscheinlich gemacht zu haben. Für eine Neubildung hätten wir gar keine weitere Erklärung, als die Annahme ihrer physiologischen Nothwendigkeit. In dieser Richtung liesse sich vielleicht mit Erfolg an die schon von Dohrn genügend hervorgehobene Thatsache anknüpfen, dass bei den Wirbelthieren der Mund und Schlund sehr spät, bei den Anneliden dagegen meist ausserordentlich früh auftreten. Ganz im Gegensatz dazu entwickelt sich bei den Anneliden der Kopfkeimstreif, aus welchem der Schlundring hervorgeht und der Rumpfkeimstreifen sehr spät, während bei allen Wirbelthieren — abgesehen immer von dem ehrwürdigen Amphioxus — das centrale Nervensystem in seinen beiden Haupttheilen viel früher angelegt wird, als der Kopfdarm. Nun ist durch alle bisher vorliegenden Beobachtungen nachgewiesen, dass im Allgemeinen der vordere Rumpftheil des Embryos früher auftritt, als der Kopftheil, und dass ein Fortwachsen der embryonalen ungegliederten Anlagen von hinten nach vorn stattfindet. Angenommen also, es sei durch irgend einen Umstand — vielleicht der Ernährung — eine ähnliche Verschiebung in der Zeitfolge dieser Embryonalglieder bei den hypothetisch anzunehmenden Urwirbelwürmern erfolgt oder es sei die Bildung des ursprünglichen Annelidenmundes ganz

unterblieben, so wäre in beiden Fällen die Erklärung für das Zustandekommen eines compacten und stark ausgebildeten Gehirns und der Mangel eines Schlundringes bei den Wirbelthieren leicht. Da der Kopfdarm noch nicht vorhanden war, konnte der Kopfkeimstreifen sich seiner ganzen Länge nach aus den zwei Hälften der symmetrischen Anlage in der Mittellinie vereinigen; die Kopfbeuge des Kopfmarks brauchte nicht erst zu entstehen, denn sie ist, wie ein Blick auf die gegebenen Abbildungen (Taf. XIV, Fig. 25—30) lehrt, bei den typischen Anneliden ebenso gut, wie bei den Wirbelthieren vorhanden; es fand endlich das Kopfmark ungehinderte Gelegenheit, die auch bei den Anneliden vorhandene Gliederung desselben weiter auszubilden und zugleich bedeutend an Masse zu gewinnen, ehe der eigentliche Kopfdarm auftrat. Dieser aber fand nun an dem entwickelten Gehirn, den mächtigen Sinnesplatten und zum Theil wohl auch an der Chorda und Chordascheide genug Widerstand, um nach der Cardialseite hin abgelenkt zu werden; ebenso mussten die Kiemenspalten, statt wie bei den Würmern an der Neuralseite im Seitenfelde zu liegen, nun durch die bedeutende Ausbildung der Sinnesplatten (und der Seitenlinie?) nach unten gegen die Cardialseite gedrängt werden. Wie aber entstand nun auf dieser Seite in der Mittellinie der Mund? Dohrn meint, durch Verschmelzen zweier Kiemenspalten; ich meinerseits glaube durch den Nachweis, dass bei Anneliden echte Kiemenspalten existiren, diese aber erst mit dem später auftretenden eigentlichen Munde verschmelzen und durch den Hinweis auf die Thatsache, dass auch bei Wirbelthieren der Mund eine mittlere Einsenkung des Ectoderms ist, gezeigt zu haben, dass er nicht wohl aus Kiemenspalten typischer Anneliden entstanden sein kann; denn dieselbe Frage würfe sich bei diesen grade so, wie bei den Wirbelthieren auf. Es muss sich also der Mund an dieser Stelle neugebildet, — was trotz der Dohrn'schen Bemerkungen hierüber nicht unmöglich sein dürfte —, oder er muss sich aus einem andern Organ entwickelt haben.

Für die letztere Möglichkeit liegen nun allerdings bis jetzt gar keine Beobachtungen vor; wir kennen kein Organ auf dem Rücken der Anneliden, welches in dieser Beziehung mit Sicherheit verwerthet werden könnte. Doch dürfen wir nicht vergessen, dass es bisher kaum gesucht worden ist, und dass es bei den bislang doch eigentlich nur sehr flüchtig untersuchten Annelidenembryonen ein vorübergehendes, embryonales Organ sein könnte, welches nicht persistirt. Diese Frage thue ich nicht ohne Grund. Es giebt nämlich in der That bei einer Egelart — bei Clepsine bi-oculata — eine kleine, gänzlich bedeutungslose Grube (Taf. XV, Fig. 13 h) auf dem Rücken dicht hinter der Stelle, wo das obere Schlundganglion liegt; in ihr bildet sich eine eigenthümliche, als Hornplatte in der Diagnose dieser Art

bezeichnete ziemlich feste Platte aus, auf welcher sich — wenigstens hier im Main — fast ausnahmslos Vorticellen ansiedeln. Denkt man sich diese ziemlich tief greifende Grube nur ein wenig weiter verlängert und mit dem Kopfdarm in Verbindung gesetzt, so würde sie zu den übrigen Kopftheilen genau in derselben Lagerungsbeziehung stehen, wie Mund und Mundhöhle bei den Wirbelthieren. Es stimmte dann auch die Zeit des Auftretens; denn diese dorsale Grube tritt nach eigenen Untersuchungen sehr spät auf, nachdem längst Kopfmark und Kopfdarm angelegt sind; ja, es scheint mir sogar, als ob sie sich mit einem Theil ihrer, der Epidermis entstammenden, Elemente tief zwischen die Muskel an den Schlund heranschöbe. Leider habe ich bis jetzt diesen Punkt, so wichtig seine Erforschung auch gewesen sein würde, nicht zum Abschluss bringen können. Liesse sich nun zeigen, dass bei Clepsine bi-oculata — und vielleicht auch bei anderen Arten — diese dorsale Grube eine Rolle spielte bei der Hervorbringung des cardialen Theiles des Kopfdarms, um nachher bei den meisten Arten zu verschwinden, nur bei Clepsine bi-oculata sich zu der besonderen Hornplattentasche umzubilden, so wäre damit ein embryonales Annelidenorgan aufgefunden worden, welches sehr wohl bei den Urwirbelwürmern an die Stelle des hier unterdrückten primitiven Annelidenmundes hätte treten können. Für diese hypothetische Annahme besässen wir einige Beobachtungsthatsachen — während die Dohrn'sche Hypothese ganz und gar in der Atmosphäre der Annahmen zu schweben scheint —; als indirectes Argument für ihre Richtigkeit käme hinzu, dass gleichzeitig auch die starke und einheitliche Entwickelung des Gehirns bei den Wirbelwürmern in plausibler Weise mechanisch verständlich würde, was übrigens auch bei der Dohrn'schen Hypothese der Fall wäre. Ich hätte meinerseits nichts dagegen, diese letztere anzunehmen, wenn ich nur eine einzige Thatsache in der Entwickelung des Annelidenkopfes kennte, welche sie wahrscheinlich machen könnte; ja, ich suchte sie sogar eine Zeitlang durch die Chaetogasterentwickelung als richtig zu erweisen. Die vorgeführten, allerdings gänzlich neuen Beobachtungen, scheinen mir indessen die von mir aufgestellte Hypothese wahrscheinlicher zu machen: dass der Wirbelthiermund durch die Umbildung einer auch schon bei den Anneliden vorhandenen mittleren Einsenkung der cardialen Fläche dicht hinter dem oberen Schlundganglion entstanden sei.

Es versteht sich von selbst, dass diese Annahme nicht durch ihre mehr oder minder grosse Wahrscheinlichkeit erwiesen werden kann; ihre berechtigte Zurückweisung aber würde das allgemeine Resultat nicht im Mindesten verändern. Ich nehme unbedingt an, dass der Mund der Anneliden und der Wirbelthiermund keine homologen Bildungen sind, dass also

in dieser Beziehung ein scharfer Gegensatz zwischen beiden herrscht. Aber wie überhaupt der primitive Mund des gegliederten Thieres in seiner Entstehung der Zeit nach ungemein verschoben werden kann — sodass es z. B. bei den Insecten wirklich Keimblasen mit einem solchen (Platygaster, Nauplius) und ganz geschlossene Keimblasen giebt ohne ihn —, und wie die höher ausgebildeten Thiere sich im Grossen und Ganzen durch eine bei den ersten Entwickelungsvorgängen am stärksten ausgeprägte Verkürzung des Entwickelungsganges auszeichnen; so kann ich im speciellen Falle ebensogut verstehen, dass bei den Keimblasen der Wirbelthiere die Entstehung des verspäteten Annelidenmundes unmöglich gemacht wurde durch die frühe und ungemein starke Ausbildung des Kopfmarks und gleichzeitig unnöthig wurde, da in der — allerdings bis jetzt nur bei Clepsine nachgewiesenen — cardialen Einsenkung ein Ersatzorgan gegeben war, das sich seiner Lage nach durchaus dem Mund und Anfangstheil der Mundhöhle der Wirbelthiere vergleichen lässt.

Es ist endlich noch ein Einwand zu besprechen, den mir Götte fast direct gemacht hat, der auch in der famosen Gastraeatheorie liegt und den ich als schlagend anerkennen müsste — wenn er eben richtig wäre. Götte's allgemeine Axenhypothese der Thiere, Gegenbaur's Axen und die Gastraea Haeckel's sind im Grunde genommen einem und demselben Gedanken entsprungen; und dieser ist seinem philosophischen Inhalt nach nicht einmal neu. Alle modernen Anschauungen in Bezug auf die Identität der Axen und Pole bei den Thieren lassen sich auf den Attractions- und Repulsions-Pol der Naturphilosophen und auf Oken's phantasiereiches Gemälde zurückführen; bei Heusinger [1]) sehen wir sogar eine typische Gastraea ab-

---

[1]) s. Heusinger, Bericht von der kgl. zootomischen Anstalt zu Würzburg 1826. Einige Bemerkungen über die Entwickelung der Extremitäten in den Wirbelthieren:

p. 10 §. 3: „Höhere Ausbildung der thierischen Materie wird nur möglich durch fortwährende Differenzirungen derselben. Die erste Differenz, welche in der homogenen Infusoriumskugel entsteht, ist die Bildung einer Assimilationshöhle, eines Magens, am positiven, centralen Pole und die bestimmtere Scheidung einer excernirenden Körperfläche, einer Haut, am negativen, peripherischen Pole (s. Taf. XIV, Fig. 22, copirt nach Heusinger). Dieser Urgegensatz, durch den allein das Thier entsteht und besteht, bleibt durch das ganze Thierreich derselbe . . . . . .

ibid. §. 4. Das Thier wendet die eine Seite seines Körpers der Erde zu . . . . die andere dem Lichte . . . . . An der Erdseite (Taf. XIV, Fig. 22 xa), dem Bauche, ist die Attraction, die Assimilation am stärksten, an der Lichtseite, dem Rücken, die Repulsion, die Excretion. Daher wird die Körperwand an der Erd- oder Bauchseite eingezogen, und es entsteht hier eine Oeffnung (Mund), die in den Magen führt . . . . . etc.

und ferner Oken, Naturphilosophie: Nr. 272. Die Urform ist das Urbläschen.

gebildet. Damals, wie jetzt, war die — nicht deutlich eingestandene, aber doch erkennbare — Ansicht die, dass die physiologischen Beziehungen zu den umgebenden Medien in allen Fällen dieselben Regionen der Thiere bestimmen müssten; dazu kommt bei den Neueren der zweite — aber meines Wissens auch nie ausgesprochene — Gedanke, dass die Zeitfolge in der Entstehung dieser nach physiologischen Gründen als homolog bestimmten Pole und Axen bei den verschiedenen Thieren immer dieselbe sein müsse.

Nun sollen nach Götte eben diese Axen und ihre Pole bei den Wirbelthieren andere sein, als bei den Anneliden; und der sogenannte Gastrulamund der ersteren solle nicht dem Afterende der letzteren, sondern ihrem Mundende entsprechen; oder es sollten, um dies auf bestimmte Organe anzuwenden, der Kopfdarm und das Gehirn der Anneliden da liegen, wo bei dem Wirbelthier der Anus liegt, da ja hier der Ruscani'sche After dem Urmund jener und zwar dem Gastrulamund gleichgestellt wird.

Nun wäre es aber doch eine wunderbare Erscheinung, wenn trotz des so behaupteten absoluten primitiven Gegensatzes zwischen Vertebraten und Anneliden die Bildungsweise aller Organsysteme in beiden so vollständig gleich sein sollte. Hier entsteht am Afterende ein Kopf, dort aber am Kopfende; hier erfolgt die Gliederung beider Abtheilungen vom Afterende an nach vorn, dort umgekehrt; der Afterkopf der Anneliden erhält ein Kopfmark mit Kopfbeuge — wie bei den Wirbelthieren —; eine Sinnesplatte und vagus, — wie bei diesen —; einen Kiementheil und Darmtheil des Kopfdarms, Kiemengänge und Kiemenspalten — alles wie bei Wirbelthieren. Im Rumpftheil bildet sich das centrale Bauchmark mitunter genau so, wie bei Knochenfischen, dieser Region allein oder doch vorzugsweise gehört ein sympathicus an; die Muskulatur lässt die neurale und cardiale Hälfte als typisch und immer vorhanden erkennen; Herz, Aorta und ihre Beziehungen zu den äusseren Kiemen des Kopfes, Segmental-, Genital-

---

Nr. 280. Die anatomischen Systeme theilen sich in zwei grosse Parthien, in die irdische und cosmische, oder vegatative und animale.

Nr. 281. Die thierische Zellmasse ist aber gemäss ihrem Ursprung eine durch Licht und Luft geöffnete Blase. Die Haut ist nicht eine ringsum geschlossene, sondern an einem End offene grosse Blase. Sie ist die offene Blüthenblase, welche so eben Thier geworden ist.

Nr. 283. Beim letzten erreichbaren Gegensatz trennen sich endlich die Lagen; es entstehen zwo von einander abgesonderte Blasen; die innere Blase ist nun allein der Darm, die äussere das Fell.

Nr. 302. Rücken und Bauch sind polar zu einander. Der Rücken verhält sich zur Bauchseite, wie Licht zur Finsterniss, wie Sonne zur Erde; daher die Rückenseite dunkel, die Bauchseite blass.

lamellen, ja selbst die Annelidenchorda weisen dieselben allgemeinen gegenseitigen Lagerungsbeziehungen auf, wie bei den Wirbelthieren. Alles dies soll aber keine Verwandtschaft, soll „Convergenz der Charaktere“ bezeichnen! Eine wunderbare Convergenz der Charaktere, die darin besteht, dass bei immer tiefergreifender Scheidung der einzelnen Organe, kurz beständig fortgesetzter „Differentiation“ — um mich eines geschmacklosen, aber bekanntlich vielgebrauchten Wortes zu bedienen —, und dadurch bedingten höheren Ausbildung genau dasselbe Resultat erreicht würde, wie bei der Vereinfachung in den späteren Entwickelungsstadien, welche in der That in gewissem Grade zu einer „Convergenz der Charaktere“ führt. Man kann wohl bei den vereinfachten Formen, z. B. den durch parasitische Lebensweise veränderten, von einer solchen sprechen; die oberflächlichen Aehnlichkeiten zwischen Nematoden, Crustaceen und Schnecken beruhen bekanntlich auf solchen „Convergenzerscheinungen“, die natürlich jetzt nie mehr als Gründe für eine nähere Verwandtschaft benutzt werden dürfen. Wie dagegen die Aehnlichkeiten im Typus, in Entwickelung und in der Lagerung der Körperabschnitte (Kopf und Rumpf) und ihrer einzelnen Organe, die ich in umfassendster Weise bei Wirbelthieren und Anneliden aufgefunden habe, als solche keine Verwandtschaft beweisenden „Convergenzerscheinungen“ angesehen werden können, ist mir in der That vollkommen unbegreiflich. Noch mehr habe ich das Recht, mich darüber zu wundern, dass Götte [1]) auch in seiner neuesten Arbeit über Comatula seine Gastraea-Axenhypothese ohne Weiteres als feststehende Grundlage benutzt und durch meinen Widerspruch gegen dieselbe nicht einmal zu einer erneuten Discussion der nach seiner Meinung für dieselbe sprechenden Gründe veranlasst wird.

Es ist indessen überflüssig, zu warten, bis sich Götte etwa zu einer Aeusserung veranlasst sieht; auch so liegen genug Angaben vor, um auf dem von ihm selbst gewählten Boden die vollständige Grundlosigkeit seiner Axenlehre erweisen und zeigen zu können, dass er weder die entgegenstehenden Thatsachen beachtet, noch auch selbst den einzigen Gewährsmann, den er in Bezug auf die den Anneliden entnommenen Thatsachen citirt, recht verstanden zu haben scheint. Er behauptet [1]), es habe Kowalewsky nachgewiesen, dass grade so wie bei Phascolosoma, den Nematoden und Actinotrocha, auch bei den Oligochaeten die Gastrulaöffnung in den bleibenden Mund der Anneliden übergehe; und er behauptet ferner mit grosser Sicherheit, dass dies alle Würmer seien, welche in dieser Be-

---

[1]) Götte, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Comatula mediterranea. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876 p. 642 (datirt vom October 1875).

ziehung bisher untersucht worden wären. Ich bedaure, ihm hierin entschieden widersprechen zu müssen; es liegen Angaben vor, die beweisen, dass bei Anneliden der Gastrulamund d. h. die erste Einstülpungsöffnung nicht in den Mund, sondern in den After übergeht, oder wenigstens die Stelle bezeichnet, wo der After später entsteht. Giard [1]) spricht in seinen Mittheilungen über Entwickelung von Salmacina (Protula) Dysteri ausdrücklich und mit grösster Entschiedenheit von einem „prostoma", welches dem Mund gegenüberstehe dort, wo sich der After bilde und welches direct aus dem Gastrulamund hervorgehe. Willemoes-Suhm [2]) giebt auf das Bestimmteste an, dass sich bei einzelnen Anneliden der After der Larve früher, als der Mund bilde; und da nach Götte überhaupt die erste Einstülpungsöffnung auch als Gastrulamund anzusehen ist [3]), so hätten wir bei den Anneliden das merkwürdige Factum, dass mitunter der Gastrulamund in den After, mitunter in ihren Mund übergehe. Nach einer mir von Freund Selenka gütigst zugesandten Notiz und Abbildungen einer Nereis geht auch hier, wie bei Salmacina, die hinter dem Wimpergürtel gelegene primäre Einstülpungsöffnung nicht in den Mund über, sondern sie bezeichnet das Afterende. Ob sie in den definitiven After übergeht, lässt sich nicht mehr unterscheiden. Derselbe typisch-axiale Gegensatz also, welchen Götte allen andern Argumenten gegenüber in den Vordergrund stellt, und den er benutzt, um die uranfängliche typische Divergenz zwischen Würmern und Echinodermen oder Anneliden und Wirbelthieren zu beweisen, würde hier bei den Anneliden zu einer Trennung von Thieren führen (Salmacina, Terebellides, Eteone und die Oligochaeten), deren sonstige Uebereinstimmung

---

[1]) Giard, Note sur l'embryogénie de la Salmacina Dysteri. Comptes rendus 17. Janvier 1875:

p. 2: „Bientôt une invagination se produit du côté nutritif, en même temps que l'épibolie des éléments exodermiques achève de constituer la gastrula; le prostoma est d'abord largement ouvert; mais il ne tarde pas à se rétrécir. Son contour n'est pas parfaitement circulaire; il existe, en un point, une échancrure qui se continue par un sillon de l'exoderme . . . . Le prostoma se voit encore, après la disposition du sillon, à l'extrémité inférieure de l'embryon, dans le voisinage du point où se formera plus tard l'anus définitif.

[2]) Willemoes-Suhm, Z. f. w. Z. 1871 Bd. 21 nennt ganz ausdrücklich Terebellides Stroemii, Eteone pusilla und eine Larve unbekannter Herkunft, bei denen der Mund später auftrete, als der After.

[3]) Götte sagt dies allerdings, soviel ich weiss, nirgends ausdrücklich, dass er aber diese Ansicht hat, geht, wie ich glaube, aus seiner ganzen Argumentation hervor. Er legt sich nirgends die Frage vor, ob denn wirklich die zuerst auftretende Einsenkung auch bei allen echten Gastrulalarven dasselbe morphologische Glied sei; und aus dem Mangel solchen Zweifels folgt, wie mir scheint, klar, dass er annimmt, jede primitive Einsenkung sei auch überall gleich d. h. homolog.

so auf der Hand liegt, dass meines Erachtens auch Götte wohl der Muth mangeln dürfte, in consequenter Verfolgung seines Gedankens die erwähnten polychaeten Anneliden von den Oligochaeten zu trennen und vielleicht in die Nähe der Echinodermen zu stellen.

Ueberhaupt finde ich nirgends bei Götte eine naturwissenschaftliche Erörterung der Gründe, welche, auf dem Wege der Induction aus Beobachtungen heraus gewonnen, ihn zur Annahme der morphologischen Identität der überhaupt an einer Keimblase zuerst auftretenden Einsenkung zwangen; ich sehe in seinen mehrfachen Auseinandersetzungen über seine Axenlehre nur Aeusserungen eines naturphilosophischen Bedürfnisses. Ihm müssen die primären Axen gleich, ihm muss der Gastrulamund überall identisch sein: nicht, weil durch die Beobachtung ihrer weiteren Entwickelung oder ersten Entstehung ihre Identität erwiesen, sondern weil sich diese aus dem Axiom der schon zu Oken's Zeiten aufgestellten Axenhypothese als nothwendige Folge ergiebt. Wenn ich nun aber finde, wie dies nach den nicht so schlankweg als falsch zu bezeichnenden Angaben von Giard, Willemoes-Suhm und Selenka der Fall ist, dass bald der After, bald der Mund sich früher bildet; wenn ich überhaupt sehe, dass dasselbe morphologische Glied bald früher, bald später, als ein andres auftreten kann, — sodass unter Umständen die Zeitfolge der verschiedenen zusammengehörigen Organe sich vollständig umkehrt [1] — : so folgere ich aus diesen Thatsachen, dass die Zeit des Auftretens eines Gliedes nicht von vorn herein beweisend ist, und dass der Gastrulamund d. h. die zuerst auftretende Einsenkungsstelle des Ectoderms durchaus nicht immer dasselbe morphologische Gebilde zu sein braucht.

Ich muss also auf das Entschiedenste bestreiten, dass Götte Recht hat, wenn er sagt, es gehe der Gastrulamund bei allen Anneliden in die bleibende Mundöffnung über; ganz im Gegensatz dazu glaube ich vielmehr, auch ohne neuere eigene Untersuchungen zu benutzen, ausschliesslich auf Grund vorliegender, aber von Götte nicht gewürdigter Beobachtungen zeigen zu können, dass die primären Axen bei Wirbelthieren und Anneliden vollkommen übereinstimmen, aber in einem der Götte'schen Ansicht entgegen-

[1]) Fol hat jüngst eine in dieser Beziehung sehr lehrreiche Zusammenstellung über die Zeitfolge im Auftreten der einzelnen Glieder bei den Mollusken gegeben. Es geht daraus hervor, dass die zuerst auftretende Einsenkung — also der Götte'sche Gastrulamund — bald in den eigentlichen Mund (Scymbulia), bald in die Schalendrüse (invagination préconchylienne) übergeht. Etudes sur le développement des Mollusques Paris 1875 (Reinwald).

Das Haeckel'sche Wort „Heterochronie“ für diese längst bekannte Erscheinung ist als sehr passend zu adoptiren.

gesetzten Sinne. Wer freilich, wie Götte, weniger Gewicht auf die gesammte Organgliederung aus den Keimblättern heraus, oder selbst auf die Entstehung dieser letzteren legt, als auf die zeitliche Differenz in der Anlage dieser oder jener Einstülpungsöffnung, der wird natürlich den jetzt folgenden Versuch als nichts beweisend bei Seite schieben.

Wenn wir absehen vom Amphioxus, so ist für alle Wirbelthiere das Auftreten eines symmetrischen Keimstreifens in einer überall geschlossenen Blase charakteristisch, deren Rusconi'scher After neuerdings häufig als sogenannter Gastrulamund aufgefasst wird. Ich will hier nicht die Frage discutiren, ob er dies sei, da es momentan nur darauf ankommt, hervorzuheben, dass er die Gegend bezeichnet, wo sich die beiden Keimstreifhälften am spätesten schliessen, und in dessen Nähe schliesslich der definitive After entsteht; ein directer Uebergang des Rusconi'schen Afters in den bleibenden findet indessen, wie man weiss, nicht statt. Die Keimstreifhälften treten bei den höheren Wirbelthieren gleich von vornherein als ein Ganzes auf, bei den niederen sind sie als Keimwülste mitunter recht weit getrennt und sie vereinigen sich dann in der Mittellinie allmälig so, dass der Rusconi'sche After erst später, als die davorliegenden Abschnitte, geschlossen wird. Am klarsten tritt die Entstehung des einfachen Keimstreifens durch Verwachsung zweier seitlicher Hälften bei den Knochenfischen (Taf. XIV, Fig. 1—4, copirt nach His) auf, bei welchen er nach His dadurch entsteht, dass die beiden in Form eines kleinsten Kreises auf der Keimblase liegenden Keimwülste zuerst vorn, dann in der Mitte, dann hinten verschmelzen, indem sie sich gleichzeitig mehr und mehr um die ganze Keimblase herumziehen. Ich habe die von His gegebenen vier schematischen Bilder copirt und daneben die von Robin copirten (Taf. XIV, Fig. 5—13) entsprechenden Entwickelungsstadien eines Clepsine-Embryos gestellt; man sieht ohne Weiteres, dass hier genau der gleiche Vorgang stattfindet, wie bei der Entwickelung der Knochenfische[1]); auch hier bleibt

[1]) His hat in einer mir nach Beendigung dieser Arbeit zugekommenen Notiz „Ueber die Bildung der Haifischembryonen" (Zeitschr. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. II 1876) auch auf die Vereinigung des Keimstreifens aus zwei seitlichen Hälften hingewiesen. In dieser Beziehung stimme ich völlig mit ihm überein. Wenn er aber ebenda (pag. 115 etc.) gegen den von den Zoologen nachgewiesenen Vorgang der Annelidensegmentation — den er Wachsthum durch Intussusception nennt — Front macht, so muss ich ihm aufs Schärfste opponiren; es gehört nur das Durchsehen von drei oder vier selbst der älteren Arbeiten dazu, um einzusehen, dass die Balfour'sche Auffassung der Wachsthumsweise vom Schwanzende des Plagiostomen-Embryos durchaus nicht zoologisch unberechtigt ist. Bei den Anneliden findet — das leidet gar keinen Zweifel! — eine Vermehrung der Segmentzahl durch Einschieben neuer Segmente zwischen dem letzten des Rumpfes und dem primitiven

am Hinterende eine kleine rautenförmige Grube übrig (Taf. XIV, Fig. 9, Fig. 12 a. R.), die sich schliesst, wenn der Keimstreif fertig geworden ist und welche die Stelle des Embryos bezeichnet, wo nachher der bleibende After durch Einstülpung vom Ectoderm her entsteht. Am entgegengesetzten Ende aber tritt durch eine andere Einstülpung der Mund auf, welcher bei den Rüsselegeln (Clepsine) bekanntlich ziemlich spät gebildet wird. Dabei aber ist vor Allem bezeichnend, dass auch bei diesen Egeln die Segmentirung des Rumpftheiles längst vollendet ist, ehe die des Kopfendes beginnt, sodass also dieser letztere, für alle gegliederten Thiere so charakteristische Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf durch die Identität in der ersten Anlage des Keimstreifens bei Knochenfischen und Egeln eine erhöhte Wichtigkeit erhält.

Auf diese Entwickelungsweise der Egel, welche längst schon durch Rathke bekannt gemacht wurde — ich hätte ebensogut, wie die Robin'schen, die Zeichnungen dieses Forschers copiren können — legt Götte gar kein Gewicht; er erwähnt sie, soviel ich weiss, nirgends, wohl aber behauptet er, dass die Untersuchungen von Kowalewsky über Oligochaeten die einzigen über Anneliden in dieser Beziehung vorliegenden seien und dass aus ihnen die Identität ihres bleibenden Mundes mit dem Gastrulamund hervorgehe.

Man könnte nun leicht, wenn nur die Arbeit von Kowalewsky über Lumbricus vorläge, zu der Annahme verleitet werden, dem sei in der That so. Wirklich bleibt hier — die Richtigkeit der Angaben des russischen Zoologen vorausgesetzt — der ursprüngliche Gastrulamund [1]) bestehen, und er geht

---

Analsegment statt. Diesen Vorgang der Annelidensegmentirung mit dem Worte des Wachsthums durch „Intussusception" zu bezeichnen, scheint mir ferner recht unzweckmässig, denn die Botaniker haben mit Nägeli durch dies Wort einen molecularen Vorgang in der Bildung der Zellmembranen bezeichnet, der in ganz identischer Weise auch bei Thieren — wie den Zoologen bekannt ist — vorkommt, der aber toto coelo von dem hier durch His mit demselben Namen belegten Vorgang des embryonalen Wachsthums verschieden ist. Ich würde es für zweckmässig halten, wenn an sich klare Begriffe einer anderen Wissenschaft, die in gleicher Fassung auch auf die unsere übertragen werden können, vor der durch verkehrte Benutzung der sie bezeichnenden Worte eintretenden Trübung geschützt würden.

[1]) Streng genommen wird dies nicht einmal ganz richtig sein; denn erst später verbinden sich mit dem primären Schlunde — welcher den Darmtheil des Kopfdarms repräsentirt — Neubildungen des Kopfkeimstreifens, welcher, wie ich bei Blutegeln sicher erkannt habe, aus zwei symmetrischen Hälften später als der Rumpfkeimstreif angelegt wird. Liesse sich nun zeigen, dass aus diesem zwei Kiemengangwülste — wie bei Nais und Chaetogaster — an den primären Kopfdarm heranträten, um mit dem letzteren zu verschmelzen, zugleich aber auch sich umzubilden, so wäre streng genommen der oben gebrauchte Ausdruck nicht ganz richtig; denn der sogenannte Urmund führte in einen ganz einfachen Kopfdarm, der bleibende in einen solchen mit Darmtheil und Kiementheil.

wohl auch in den bleibenden Mund[1]) über. Aber es fragt sich sehr, ob dies derselbe Gastrulamund sei, wie der bei den Wirbelthieren als solcher angesprochene. Dass die von Götte vorgenommene Identification derselben falsch sei, lässt sich allerdings an diesem einen Beispiele nicht erweisen; denn leider fehlen in Kowalewsky's Untersuchung alle genaueren Angaben über die allmälige Entstehung des Keimstreifens bei Lumbricus. Aber die Untersuchungen von Rathke und Robin über Nephelis zeigen, dass bei einem Thier, dessen erste Embryonalform eine ringsum geschlossene zweischichtige Keimblase mit einem offenen Munde und Schlunde — also eine echte Gastrula — ist, der Keimstreif genau in der gleichen Weise auftritt, wie bei den Rüsselegeln und Knochenfischen, bei denen der definitive Mund erst spät auftritt. Ich kann die Angaben der beiden genannten Forscher vollständig bestätigen und hinzufügen, dass auch hier der Rumpfkeimstreifen früher ausgebildet und segmentirt wird, als der Kopfkeimstreifen, welcher in seinen beiden Sinnesplattenhälften unabhängig von ihm entsteht. Ja, selbst bei den Oligochaeten giebt es eine von Kowalewsky genauer, als Lumbricus, untersuchte Form, nämlich Euaxes, deren Keimstreifbildung sich ganz an das von den Knochenfischen gelieferte Schema anschliesst (s. Taf. XIV, Fig. 14—19) und bei welchem der Keimstreif vollendet ist, ehe der Mund sich bildet — genau wie bei Clepsine. Hier bei Euaxes ferner, wie bei Clepsine und Nephelis krümmen sich Kopfende und Afterende stark auf die Cardialseite — genau wie bei Wirbelthieren — über, sodass sich ihre beiden Enden, also Kopf- und Schwanzspitze entgegensehen, wie das auch bei Knochenfischen der Fall ist. Endlich giebt, wie schon oben hervorgehoben, Giard ausdrücklich an, dass das „prostoma" des Embryos von Salmacina, welches seiner Schilderung nach zu schliessen, durchaus mit dem Rusconi'schen After der Amphibien übereinstimmt, verschwindet und dass hier genau wie bei Wirbelthieren, Euaxes und Clepsine der bleibende Mund und After spätere Bildungen sind.

Will man nun den Rusconi'schen After der Wirbelthiere als Gastrulamund ansehen und ihn deswegen der primären Einsenkung der Trochosphaera von Lumbricus und Nephelis gleichstellen, so sieht man sich genöthigt, andrerseits anzunehmen, dass bei Clepsine und Euaxes der echte Gastrulamund sehr spät auftritt, trotzdem ein echter Rusconi'scher After bei beiden vorkommt, widrigenfalls man gezwungen wäre, zu erklären, diese beiden Annelidengattungen seien nach einem ganz anderen Typus gebaut, als die nächstverwandten Formen Nephelis und Lumbricus. Man sähe sich endlich veranlasst, die ganz positiven Angaben Giard's rundweg ohne Widerlegung

---

[1]) Kowalewsky, Würmer und Arthropoden, Taf. VI u. VII.

als falsch zu bezeichnen. Schlägt man indessen den Weg ein, den ich hier betreten habe, so ist das Verständniss sehr leicht und jeder Conflict zwischen den vorliegenden Beobachtungen vermieden, allerdings aber auch Götte's willkürlich angenommene Hypothese vom Gegensatz der Axen zwischen Wirbelthieren und Anneliden gründlich widerlegt. Es ist dann in allen Fällen die gleiche Orientirung des Embryos möglich; Kopf und Rumpf entstehen aus übereinstimmend angelegten Theilen des Keimstreifens und sie gliedern sich bei Anneliden und Wirbelthieren in gleicher Weise weiter; Afterende und Kopfende gehen aus den gleichen Regionen des Embryos hervor und der einzige Unterschied, der wirklich besteht, ist das bei einigen Anneliden (Lumbricus, Nephelis, Hirudo) constatirte sehr frühzeitige Auftreten einer Mundöffnung, welche in die bleibende des Thieres selbst übergeht. Aber diese Thatsache verliert ihre Bedeutung, wenn wir erfahren, dass bei ganz nahe verwandten Arten (Clepsine, Euaxes, Salmacina) der bleibende Mund spät auftritt und sich die Gliederung des Keimstreifens und die Anlage von Kopf und Rumpf vor seiner Entstehung vollzieht. Wir hätten dann bei den Anneliden sowohl mundlose (Clepsine etc.), wie fressende Keimblasen (Nephelis, Lumbricus), genau wie bei den Arthropoden, bei denen mitunter die Keimblase (Platygaster, Nauplius etc.) eine fressende und selbst mit besonderen Bewegungsorganen ausgerüstete, bei anderen (Lepidoptera, Coleoptera, Neuroptera etc.) dagegen eine ruhende ist; nur bei den Wirbelthieren käme das Stadium der fressenden und sich frei bewegenden Keimblase nicht vor, sondern nur das einer ruhenden. Es folgt [1]) daraus natürlich, dass der Rusconi'sche After oder sogenannte Gastrulamund der Wirbelthiere nicht der bei einzelnen Anneliden auftretenden primitiven Einsenkung zu vergleichen ist und vor Allem, dass der von Götte aufgestellte gastro-axiale Wurmtypus mit dem der Wirbelthiere übereinstimmt.

Allerdings giebt es aber ein Thier, welches dieser Auffassung unbequem kommt: ich meine den Amphioxus. Hier scheint in der That nach Kowalewsky die primäre Einsenkung nicht in den Schlund überzugehen, wie nach dem Verhalten von Nephelis und Lumbricus zu erwarten gewesen wäre, da jede andere Spur eines Rusconi'schen Afters fehlt; sie liegt vielmehr an dem Afterende und sie würde, da sie verschwindet, gradezu dem Rusconi'schen After gleichzustellen sein. Hier besteht unbestreitbar eine einstweilen nicht zu lösende Schwierigkeit. Aber diese kann meiner Meinung nach das oben gewonnene Resultat nicht umstossen; denn dann würde man

[1]) Natürlich ist durch die hier angeführten Thatsachen der Entwickelung der Anneliden auch die Gastraeahypothese gründlich widerlegt; ich halte es für überflüssig, dies hier ausführlich auseinander zu setzen.

die gegen die Götte'sche Ansicht hervorgehobenen mehrfachen Schwierigkeiten wieder aufstellen und man würde dies einer naturphilosophisch gewonnenen Ansicht zu Liebe thun, trotz der damit unzertrennbar verknüpften Widersprüche, während die einzige vom Amphioxus meiner entgegengesetzten Anschauung bereitete Schwierigkeit gewiss nur dadurch entsteht, dass wir weder über seine nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen, noch auch selbst über seine Ontogenie irgendwie genügend orientirt sind. Denn das leidet keinen Zweifel, dass die einzige von Kowalewsky vorliegende Entwickelungsgeschichte des Amphioxus jetzt in keiner Weise mehr genügt, — obgleich sie vor sieben Jahren sehr zur rechten Zeit kam —, und dass zweitens selbst manche Angaben Kowalewsky's thatsächlich falsch sein müssen. Dahin rechne ich vor Allem seine wunderbare Schilderung von der Entstehung des Kiemenkorbs, von welchem, — wenn anders ich sie recht verstehe —, er angiebt, es entstünde zuerst die eine, nachher die andre seitliche Hälfte. Von einer solchen asymmetrischen Bildungsweise symmetrischer Theile in bilateralen Thieren wissen wir nichts; sie ist auch bei Thieren, die sich durch einen symmetrischen Keimstreifen entwickeln, wie er doch beim Lanzetfischchen vorzukommen scheint, ganz unmöglich. Auch giebt Rolph [1]) eine ganz abweichende, allerdings, wie es scheint, nicht auf eigenen Beobachtungen beruhende Schilderung dieses Vorganges.

Aber selbst, wenn es sich herausstellen sollte, wie es wahrscheinlich ist, dass Kowalewsky in Bezug auf Entstehung, Lage und Schluss des Gastrulamundes bei Amphioxus Recht hat, so geben uns doch auch die von Willemoes-Suhm schon früher citirten Beobachtungen über die Entstehung des Afters Mittel zu einer plausiblen Hypothese an die Hand. Er hat an drei polychaeten Anneliden gezeigt, dass der After früher auftritt, als der Mund, bei einer unbestimmten Larve sogar ebenso früh, wie der Darm, also wie das Entoderm; es ist daher anzunehmen, dass bei ihnen der After in der That aus der ursprünglichen Einstülpungsöffnung entsteht. Nimmt man nun an, dass derselbe bei diesen Formen persistire, beim Amphioxus sich schliesse und bei anderen Anneliden und den Vertebraten nur noch als Rusconi'scher After kenntlich bleibe, so hätten wir in dieser Reihe eine Parallele zu so zahlreichen Beispielen sogenannter embryonaler Organe, die bekanntlich in den mannichfaltigsten Varianten aufzutreten lieben. Bei jenen von Willemoes untersuchten Anneliden bliebe er zeitlebens bestehen als definitiver After; bei dem Amphioxus, Salmacina und Nereis wäre er eine Zeitlang kenntlich als primäre Einstülpungsöffnung; endlich bei den

---

[1]) Rolph, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Jahrb. f. Morph. II. 1876, p. 152—154.

Vertebraten und vielen Anneliden wäre er auch im Embryo nicht mehr als deutliche Einstülpung, sondern nur noch als Rusconi'scher After erkennbar; dagegen träte in solchen Fällen mitunter eine zweite Einstülpung, der bleibende Mund, der Zeit nach an seine Stelle.

In dieser Weise scheinen mir die im Augenblick allerdings noch vorhandenen Schwierigkeiten unschwer lösbar zu sein. Natürlich muss es Untersuchungen vorbehalten bleiben, hierin die Entscheidung zu geben, da die Möglichkeit der Erklärung für den Naturforscher nie als Beweis ihrer Richtigkeit zu gelten hat. Unter allen Umständen aber muss ich das in Bezug auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Anneliden und Vertebraten gewonnene Resultat aufrecht halten: dass bei beiden Classen die primären Axen gleich sind und bei beiden in durchaus gleicher Weise ein Rusconi'scher After vorkommt und die Anlage und Ausbildung des Keimstreifens erfolgt und dass endlich in allen wesentlichen Organen des Rumpfes und Kopfes und in dem Typus ihrer Entstehung eine so grosse Uebereinstimmung zwischen ihnen erkennbar ist, dass sie sicherlich nicht als sogenannte Convergenzerscheinung, sondern als Ausdruck wirklicher Verwandtschaft aufzufassen ist. Denn wenn auch bewiesen werden sollte, — was ich indessen für unmöglich halte —, dass der Gastrulamund des Amphioxus nicht dem Rusconi'schen After der Anneliden entspräche, so könnte er auch nicht dem der Vertebraten gleichgestellt werden; es gehörte dann dieses Thier in einen ganz anderen Typus hinein. Da dies indessen aus verschiedenen Gründen nicht wohl anzunehmen ist, so bleibt nur die eine Möglichkeit übrig, die ich schon andeutete: dass der scheinbare Gegensatz zwischen dem Amphioxus und den Anneliden im Wesentlichen nur dem noch mangelnden Verständniss des ersteren zuzuschreiben sei.

Werfen wir nun noch einen kurzen Rückblick auf die in diesem Abschnitt erhaltenen Resultate. Während in dem vierten Abschnitt der Nachweis geliefert war, dass zwischen Anneliden und Wirbelthieren in der weitaus grössten Mehrzahl der Organe und ihrer Entstehung typische — natürlich aber nicht specielle — Identität zu erkennen ist, wenn man nur bei beiden die Neuralseiten, sowie die Mund- oder After-Pole gleichstellt: ist es uns hier gelungen, zu zeigen, dass die thatsächlich bestehenden Verschiedenheiten nur bedingt sind durch eine verschiedenartige specielle Durchführung des gleichen, bei den Anneliden am einfachsten ausgeprägten Typus. Die allgemeine Orientirung im Raume konnte als gänzlich werthlos für die morphologische Vergleichung dargelegt werden. Das gegliederte Skelett und die complicirte Wirbelthierchorda, die Krümmung des Embryos und seine Lage zum Dotter, das Nervenrohr erschienen wohl als charakteristisch für die eine oder andere Gruppe, konnten aber in ihrem für die

Wirbelthiere bezeichnenden Bau doch entweder direct als Umbildungen eines einfacheren Gliedes der Anneliden (Nervenrohr, chorda), oder als auch bei diesen in manchen Fällen genau wie bei Wirbelthieren existirend (Lage des Embryos zum Dotter und Axenkrümmung), oder endlich als den allgemeinen Typus nicht beeinflussend (secundär gegliedertes Skelett), nachgewiesen werden. Der weitere Einwand, alle die so aufgedeckten Aehnlichkeiten seien blos sogenannte Convergenzerscheinungen, weil die Gastralpole oder Pole der Hauptaxe bei Anneliden und Wirbelthieren diametral entgegengesetzt seien (Götte), konnte ebenfalls leicht als auf ungenügender Benutzung und willkürlicher Auswahl des bereits vorhandenen Argumentenmaterials beruhend nachgewiesen werden; zugleich war es möglich, zu zeigen, dass entgegen der Götte'schen Axenhypothese der Mund- und Analpol bei Anneliden und Wirbelthieren genau übereinstimmen, da sowohl die erste Anlage des Keimstreifens mit dem Rusconi'schen After, wie die spätere Umbildung desselben in Ursegmente des Rumpfes und Kopfes bei beiden Thiergruppen in durchaus identischer Weise vorkommt. Es stellte sich dabei nur der eine Unterschied heraus, dass mitunter — aber durchaus nicht immer — bei Anneliden der Mund am vorderen Pol so früh auftritt (vielleicht selbst vor dem Rusconi'schen After?), dass er bei oberflächlicher Beurtheilung der Bilder und Darstellung leicht mit diesem, d. h. mit dem sogenannten Gastrulamund der Wirbelthiere, zu verwechseln war.

Der einzige, wirklich bestehende typische Unterschied zwischen Wirbelthieren und Gliederwürmern bleibt sonach die dort cardiale, hier neurale Lage des Mundes und die dadurch bedingte Ausbildung eines Schlundringes bei den Anneliden. Dieser Unterschied würde meines Erachtens nicht zur Aufstellung eines grundsätzlich verschiedenen und durch keine Uebergänge vermittelten Typus der zwei Classen berechtigen, da in allen übrigen, allgemeinsten wie speciellsten, Verhältnissen eine sehr weitgehende Uebereinstimmung zwischen beiden dargelegt werden konnte. Aber es war ausserdem sogar möglich, zu zeigen, dass nicht auf Grund von reinen Spekulationen, — wie Dohrn sie gab —, sondern auf Grund einzelner, allerdings nicht zahlreicher und bis jetzt auch noch nicht hinreichend ausgeführter Beobachtungen die Möglichkeit der Rückführung des Wirbelthiermundes auf ein bei Anneliden (Clepsine) vorkommendes Organ doch einigermassen wahrscheinlich zu machen sei.

Gelänge es nun in Verfolgung des zuletzt erwähnten Punktes zu zeigen, dass in der That bei den Anneliden öfter, als bisher anzunehmen ist, ein dem Hornplattensack von Clepsine bioculata gleichzustellendes Organ — embryonales oder bleibendes — zukomme, so wäre damit auch der letzte, wirklich scharfe Gegensatz zwischen ihnen und den Wirbelthieren hinweg-

geräumt; denn dann wäre in Bezug auf fast alle einzelnen Glieder des Wirbelthierkörpers, wie deren erste Entstehung in der ruhenden Keimblase gezeigt, dass die Anneliden in gewissem Sinne als Embryonen der Wirbelthiere zu betrachten seien, da bei ihnen alle, den letzteren zukommenden specialisirten Theile in weniger scharf ausgeprägter, embryonaler Form und in gleichartigerer Anordnung bei vollständigster Uebereinstimmung des primären Entwickelungstypus vorkämen.

II. Anneliden und Arthropoden. Es könnte fast überflüssig erscheinen, hier auf eine Vergleichung dieser beiden Classen einzugehen, da einmal die grosse Mehrzahl der jetzt lebenden Zoologen die typische Uebereinstimmung zwischen beiden unbedingt anerkennt, und andrerseits eine so vollständige Homologisirung einzelner Glieder des Arthropodenkörpers und des der Anneliden, wie dies bei den Wirbelthieren möglich war, jetzt noch nicht durchzuführen ist. Es mangelt dazu vor Allem noch viel zu sehr an einer gleichmässigen Durcharbeitung der Organanlagen bei den so ausserordentlich variirten Gliederfüsslern. Beispielsweise wissen wir noch gar nichts von der Muskulatur, deren erste Entstehung, — ob in der ventralen Mittellinie (geminale Entwickelung) oder im Seitenfelde und dadurch bedingtes Herumwachsen derselben zur Neural- und zur Cardialseite hin (bigeminale Entwickelung) —, doch vor Allem den allgemeinsten Typus bestimmen hilft. So lange aber keine Homologieen aufzustellen sind in erheblichem Masse, wird es auch überflüssig erscheinen, die zum grössten Theile durch mangelnde Kenntniss erzeugten oder verschärften Gegensätze zwischen beiden Thiergruppen zu discutiren und als nicht bestehend nachzuweisen. Was ich in dieser Beziehung ohne erneute Untersuchungen etwa zu sagen hätte, findet sich bereits im 4. Abschnitt und in der „Stammverwandtschaft" ausgedrückt.

Es ist indessen neuerdings von Bütschli[1]) der Versuch gemacht worden, der herrschenden Annahme gegenüber einen typischen Gegensatz zwischen Anneliden und Arthropoden aufzudecken. Dieser zum Theil wohl gegen mich direct gerichteten Darlegung Bütschli's muss ich einige Zeilen widmen.

Ich stimme ihm zunächst vollständig bei, wenn er sagt, dass die segmentirten Anneliden ihren Ausgangspunkt von unsegmentirten Stammformen nahmen; und ebenso auch darin, dass, wenn in dem einen Fall die Bedingungen zur Segmentbildung gegeben waren, sie eben so gut auch in einem anderen auftreten konnten. Die theoretische Möglichkeit ist unbedingt zuzugeben. Aber darin kann ich ihm nicht ganz beistimmen, wenn er nun

[1]) Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Z. f. w. Z. Bd. XXVI, 1876, p. 393 sqq.

sagt, es seien die Verschiedenheiten zwischen den Anneliden und Arthropoden grösser, als die zwischen diesen und den von Bütschli als ihre besonderen nächsten Verwandten angesehenen ungegliederten Formen. So sollen die ungegliederten Nematoden durch die Nematorhynchen mit den Arthropoden, andrerseits die Anneliden mit den ungegliederten Plathelminthen inniger, als diese mit jenen zusammenhängen; beide Gruppen aber entfernt er im System vollständig von einander, da sie ihm als Endpunkte zweier divergenter Entwickelungsreihen erscheinen.

Ich will nun zwar nicht behaupten, dass Bütschli's Ansicht unmöglich sei; aber ich muss bekennen, dass mich seine Argumentation nicht befriedigt. Er legt Gewicht auf Dinge, welche — wie Wimperung, Häutung — von gar keiner morphologischen Bedeutung sind; andere Sätze — wie die über das Gefässsystem der Arthropoden, den Mangel der Gliederung in ihren Geschlechtsorganen, den Muskelschlauch etc. — sind theils unrichtig, theils nicht erschöpfend. Wenn er z. B. sagt, es verhielten sich die Tracheen entwickelungsgeschichtlich ganz anders, wie die Segmentalorgane der Anneliden, so ist dies noch durchaus nicht erwiesen; jene entstehen als Einsenkungen der Epidermis, und die contractilen Endblasen der Segmentalorgane von Hirudo entstehen nach Leuckart gleichfalls durch Einsenkungen aus dem Ectoderm; dass nun hier bei den Anneliden eine Verbindung der letzteren mit den Segmentaltrichtern erfolgt, beweist noch nicht den Gegensatz zu den Tracheen, denn auch mit diesen treten Theile des Fettkörpers, also des Mesoderms, in so innige Beziehung, dass hier geradezu von einer Verwachsung gesprochen werden kann. Warum sollen nun nicht die Fettkörperlappen — vor Allem etwa die harnsaure Salze enthaltenden, neben dem Herzen gelegenen Theile — den eigentlichen, aus dem Mesoderm entstehenden Segmentalorganen, die Tracheen aber den bei den Anneliden sehr kurzen, aus dem Ectoderm durch Einsenkung entstehenden Endblasen oder Ausführgängen gleich sein können? Ich halte den Beweis ihrer Identität allerdings noch nicht für erbracht; aber ihre Verschiedenheit ist ebensowenig erwiesen. Was Bütschli über die Structur der Arthropodenfüsse und ihre Aehnlichkeit mit denen der Nematorhynchen sagt, lässt sich ebenso auf die Fussstummel der Anneliden anwenden; auch bei diesen kommen echte Furcalanhänge vor; auch bei den Anneliden finden sich einfache und paarige Genitalöffnungen. Ein Muskelschlauch soll bei den Arthropoden fehlen, natürlich wohl auch ihren ungegliederten Stammformen — obgleich die Echinorhynchen ihn besitzen[1] —; dagegen für die Anneliden typisch sein — obgleich er bei Nais reducirt ist oder gänzlich fehlt —; übersehen

[1]) Schneider, Nematoden, T. XXVII, Fig. 9 mt.

wird die weitgehende Uebereinstimmung in dem Gesammtbau der Muskulatur bei Arthropoden und Annulaten; in den Geschlechtsorganen soll bei den Arthropoden — trotz der Skorpione und Myriapoden — keine Gliederung erkennbar sein, während ignorirt wird, dass bei allen Oligochaeten und Hirudineen der Eierstock gänzlich ungegliedert ist und der Hode bei jenen höchstens aus 2 Segmenten besteht. Es würde zu weit führen, wollte ich auf alle Einzelheiten des Bütschli'schen Versuches eingehen; es genügt hier endlich noch darauf hinzuweisen, dass er den eigentlichen Typus, wie er sich in der Entwickelungsweise der einzelnen Glieder der Keimblätter ausspricht, gänzlich unbeachtet lässt und dass er gar keine Rücksicht nimmt auf den bei Anneliden wie bei Arthropoden bald mehr, bald minder scharf ausgesprochenen Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf und der Zeitfolge ihrer Segmentation. Nun wäre es meines Erachtens dennoch wohl möglich, oder wird es einmal sein, beide Gruppen auf zwei verschiedene, ungegliederte Urformen [1]) zurückzuführen; aber fraglich bleibt es, ob diese dann auch so sehr von einander verschieden sein können, wie es die Nematorhynchen und die Plattwürmer — etwa eine Planarie — sind, und zweifellos scheint mir zu sein, dass einstweilen ein Urtheil gar nicht zu fällen ist. Ich halte eine Versöhnung meiner eigenen Ansichten über die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere mit denen Bütschli's gar nicht für unmöglich; und es würde mich freuen, wenn wir uns einmal irgendwo zusammenfinden

---

[1]) Wenn ich in der „Stammverwandtschaft" einen monophyletischen Stammbaum aufstellte, so hatte dies seine praktischen Gründe; ich habe damit aber nicht im Mindesten gesagt, dass nun sämmtliche gegliederten Thiere von einer einzigen ungegliederten Urform abstammen sollten, sondern nur, dass die 1, 2 oder x ungegliederten Stammeltern der segmentirten Thiere untereinander näher verwandt wären, als mit diesen. Wollte man wegen der Andeutungen, die sich in einer embryonalen Thierordnung nach verschiedenen Richtungen hindeutend immer auffinden lassen, diese auflösen und ihre einzelnen Glieder unter die andern Ordnungen vertheilen, so würde man genöthigt sein, sehr bald alle von sogenannten Larvenformen gebildeten Ordnungen oder Familien aufzulösen. Nähme man z. B. an, es könnten die Cercarien, ohne ihre Metamorphose zu vollenden, geschlechtsreif werden, so würden sie eine ganz natürliche Familie bilden, deren einzelne Mitglieder sich aber doch durch ihre Organisation an die verschiedensten Trematoden anlehnen könnten. Keinem Zoologen würde es aber einfallen, eine solche Cercarienfamilie aufzulösen, und unter die verschiedenen Trematoden zu vertheilen, je nachdem Saugnäpfe, Hautbewaffnung, Darmkanal und Geschlechtstheile eine Annäherung gestatteten. In genau demselben Verhältniss stehen nach meiner Ueberzeugung die ungegliederten, nur aus Kopf und Rumpf bestehenden Formen zu den streng segmentirten; jene bilden diesen gegenüber eine embryonale Gruppe, die in sich alle Charaktere in grösserer typischer Einfachheit vereinigt, welche bei den segmentirten Thieren in besondere Richtungen getrennt werden.

sollten, obgleich die Wege, die jeder von uns einschlug, recht sehr verschieden sind. Es giebt bekanntlich mehr als einen Weg nach Rom; von Bedeutung ist nur, dass man überhaupt dahin kommt.

§. 21. Die indirecten Einwände.

Die directen Einwände gegen meine Ansichten scheinen mir durch Obiges hinreichend widerlegt zu sein. Aber es könnten gegen sie noch stärkere, indirecte erhoben werden. Gelänge es nachzuweisen, dass trotz aller von mir hervorgehobenen Aehnlichkeiten im Typus der Vertebraten und Anneliden und der embryonalen Gliederung in einzelne Organe es Thiere gäbe, welche den Wirbelthieren doch noch ähnlicher wären, als die Ringelwürmer, so würden die letzteren natürlich wieder in ihre ganz abseits liegende Ecke der allgemeinen Rumpelkammer der „Würmer" geworfen werden.

Wirklich bedeutungsvolle Einwände dieser Art giebt es nur drei: das Verhältniss des Amphioxus zu den Wirbelthieren und den Ascidien, die Aehnlichkeit der Ascidienentwickelung zu derjenigen der Wirbelthiere und endlich die Beziehungen der Cyclostomen und Amphibien zu den Ascidien und den Enteropneusten (Balanoglossus). Ich glaube zeigen zu können, dass die Behauptung, die hier genannten Thierformen seien näher untereinander, daher auch die Ascidien näher mit den Wirbelthieren verwandt, als die Anneliden mit diesen letzteren, nur auf ganz einseitiger Argumentation und Uebertreibung des morphologischen Werthes einzelner Charaktere beruht.

I. Die Ascidien und Wirbelthiere. Die unbestreitbar vorhandene Aehnlichkeit zwischen Amphioxus und den Ascidien war es wohl, welche diese letzteren als nächste Verwandte der Wirbelthiere erscheinen liess, sowie nur einige Spuren wirklicher Verwandtschaft zwischen ihnen aufgefunden wurden. Im Grunde genommen sind es nur drei Punkte, welche in dieser Richtung verwerthet worden sind: die Entstehung des Nervenrohrs, die sogenannte Chorda und der Kiemenkorb. Ich will kein weiteres Gewicht darauf legen, dass das Nervenrohr der Tunicaten nur in der Minderzahl der Fälle durch Schluss einer Neuralfurche entsteht; bei den meisten entsteht es bekanntlich durch Aushöhlung eines soliden Zellenknotens, wie neuerdings auch noch für die Salpen von Salensky [1]) nachgewiesen worden ist. Die beiden Weisen der Entstehung eines Nervenrohres kommen auch bei Wirbelthieren vor. Es wäre hierdurch allerdings ein gewisses verwandtschaftliches Moment angedeutet, welches aber an Bedeutung für den darauf gegründeten Schluss verliert, wenn man erfährt, dass z. B. auch

[1]) Salensky, Ueber die embryonale Entwickelung der Salpen. Z. f. w. Z, Bd. 27, 1876, p. 196.

bei den Bryozoen durch Nitsche [1]) eine Höhle im Ganglion nachgewiesen wurde, welche sich nicht durch Aushöhlung in einem soliden Zellzapfen, sondern durch Schluss einer ursprünglich offenen Grube bildet. Die Theilung des Nervenrohrs in drei Blasen wird — wohl etwas voreilig — mit der Entstehung der Gehirnblasen der Wirbelthiere identificirt; aber die vordere derselben bei den Salpen kann nie, wie Salensky dies thut, mit dem ersten Ventrikel verglichen werden, da aus jener ein wimpernder unpaarer Canal wird, der sich in die Kiemenhöhle öffnet, während die mit dieser Wimpergrube verglichenen Sinnesorgane der Wirbelthiere — die Riechgruben — sich von aussen einsenken und erst secundär mit den Riechkolben verbinden. Endlich wird mitunter angegeben, dass Höhlen in den Nervencentren auch bei gegliederten Thieren vorkämen, so z. B. bei Chelifer, Teleas und einigen Anneliden nach Metschnikoff [2]).

Es ist also erstlich nicht einmal ausgemacht, dass die Rohrnatur des Nervensystems ausschliesslich den Wirbelthieren und Tunicaten zukomme; es ist zweitens die vordere Gehirnblase der Salpen (Salensky) nicht den Hemisphären des Wirbelthiergehirns zu vergleichen, da es sich zu einem ganz anderen Organe umbildet, wie diese sind. Es fehlt aber auch allen Tunicaten ein Abschnitt, welchen man mit Recht dem verlängerten Mark und Rückenmark der Vertebraten vergleichen könnte; es entstehen die Augen der frei schwimmenden Larven der Ascidien nach Kupfer [3]) in durchaus abweichender Weise, wie bei den Wirbelthieren, nicht aus besonderen Sinnesplatten heraus, und das Ectoderm betheiligt sich an ihrer Ausbildung gar nicht. Von irgend welcher genaueren Uebereinstimmung selbst zwischen den primitivsten Embryonalstadien des centralen Nervensystems der Wirbelthiere mit den bleibenden oder embryonalen Verhältnissen desselben bei Tunicaten ist nicht die Rede. Es fehlt endlich den letzteren das System der Spinalganglien, ja selbst des vagus und sympathicus vollständig; wenigstens ist nichts über ihr Vorhandensein bekannt [4]).

---

[1]) Nitsche, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen V. Z. f. w. Z., 25. Bd. Supplementheft 1875, p. 343.

[2]) Metschnikoff, Z. f. w. Z., Bd. 21, 1871 p. 513 sqq., Fig. 15.

[3]) Kupfer, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Schultze's Archiv Bd. VI, 1870 u. Zur Entwickelung der einfachen Ascidien ibid. Bd. VIII, 1872.

[4]) Die Arbeit von Todaro habe ich mir leider bis jetzt noch nicht verschaffen können; ihre Resultate nach dem Virchow-His'schen Jahresbericht zu kritisiren ohne Kenntniss des Originals halte ich um so weniger für angezeigt, als Brooks in wesentlichen Dingen Todaro widerspricht. Todaro, Sopra lo Sviluppo, e l'Anatomia delle Salpe. Roma 1875, und Brooks, The Development of Salpa. Bulletin Museum Comparat. Zoology Cambridge 1876. Vol. III, p. 291 sqq.

Bei den gegliederten Wirbellosen aber findet sich eine embryonale Entstehung des Nervensystems, welche mit der bei Knochenfischen vollständig übereinstimmt; es gliedert sich dasselbe deutlich in Kopfmark und in Rumpfmark; die Spinalganglienreihe der Wirbelthiere ist gleichfalls vertreten; vagus und sympathicus sind denen der Vertebraten durchaus gleich; die aus dem Bauchmark segmentweise entspringenden Spinalnerven haben immer zwei Wurzeln; im Kopfe finden sich zwei Sinnesplatten; die Kopfbeuge des Gehirns ist auch hier, wie bei Wirbelthieren, vorhanden. Die bestehenden Unterschiede — Ganglienkette, Bauchlage des Marks, Schlundring — sind nicht hypothetisch, sondern auf Grund von Beobachtungen zu erklären; während die Verschiedenheiten zwischen dem embryonalen Nervensystem der Tunicaten und Wirbelthiere in keiner Weise durch Thatsachen wegzubringen sind.

Die chorda dorsalis der Tunicaten ist das zweite Argument. Ist sie aber wirklich eine solche? Im Grunde hält man den bekannten Zellstrang der Ascidienlarven — der indess auch öfters ganz fehlen kann, z. B. bei Molgula — nur desshalb für eine Rückensaite, weil man sonst nicht viel mit ihm anfangen kann. Geht man aber weiter und nimmt man mit Giard auch an, dass der Zellstrang im Schwanz der Trematodenlarven eine chorda sei, so hat man sicherlich noch weit mehr das Recht, auch den bei Anneliden nachgewiesenen Zellstrang als solche anzusprechen, da er genau, wie bei Wirbelthieren, zwischen centralem Nervensystem, Darm und Aorta liegt und da er, wie bei diesen, die Axe einer Ebene bezeichnet, von der aus sich das animale Muskelrohr nach der neuralen Seite hin um das Nervensystem, nach der cardialen um Darm und Herz herum krümmt. Kommt etwas Aehnliches überhaupt bei Tunicaten vor? soviel ich weiss, nie; die Muskulatur geht nie über das Nervenrohr herum, sondern unter diesem weg. Es tritt also hier der durch den Axenzellstrang bezeichnete bigeminale Typus der gegliederten Thiere nicht auf.

Drittens der Kiemenkorb. Die Aehnlichkeit mit dem der Wirbelthiere scheint doch nur eine recht oberflächliche zu sein; auch seine Entstehungsweise stimmt durchaus nicht sonderlich mit derjenigen der Wirbelthier-Kiemenhöhle. Ich will indess hierauf gar kein Gewicht legen — obgleich ich das Recht dazu hätte — und annehmen, dass er wirklich typisch mit dem der Wirbelthiere übereinstimme; was bewiese selbst diese unbeweisbare Thatsache gegenüber dem Factum, dass der Kiemenkorb der Balanoglossen viel mehr, ja vollständig mit dem der Cyclostomen übereinstimmt? Doch eben nur, dass die Ausbildung eines Kiemensackes nicht ausschliesslich den Wirbelthieren und den Tunicaten, sondern auch noch den Enteropneusten zukommt. Bedenkt man dann ferner, dass ich bei Nais und Chaeto-

gaster Kiemenspalten und Kiemengänge aufgefunden habe, welche sich gerade so am Aufbau des Kopfdarms (-Kiemensack der Ascidien?) betheiligen, wie sie das auch bei Wirbelthieren thun und dass ich ebenso bei Sabella einen Kiemenkorb entdeckt habe, so wird die Bedeutung der behaupteten — aber nicht vorhandenen — Identität zwischen Kiemenkorb der Ascidien und Wirbelthiere vollständig illusorisch.

Wir sehen also, dass die drei positiven Charaktere, welche die nahe Verwandtschaft der Tunicaten und Wirbelthiere beweisen sollten, weder vollständig sichergestellt, noch beweiskräftig sind, und dass sie ebenfalls andern Wirbellosen zukommen, welche man immer als Würmer und Arthropoden, aber nie als Tunicaten angesprochen hat. Ihnen gegenüber stehen die Unmasse negativer Charaktere, welche den schärfsten Gegensatz zu den Wirbelthieren bekunden, Mangel des bigeminalen Entwicklungstypus, einer wirklichen Niere[1]), des Gegensatzes von Kopf und Rumpf, Fehlen jeglicher Spur von Segmentirung, der Spinalnerven, des Rückenmarks; ferner der ganz abweichende Bau des Gefässsystems, der Geschlechtsorgane, der geschichteten Epidermis etc. Wenn wir dann ganz im Gegensatz dazu sehen, dass die Anneliden in den meisten der hier hervorgehobenen Punkte völlig oder mindestens ebenso sehr mit den Wirbelthieren übereinstimmen, so wird man wohl auch zugeben müssen, dass die Ascidien unmöglich die nächsten Stammväter der Wirbelthiere sein können, da sie zur Umbildung in diese erst dasjenige Stadium hätten durchlaufen müssen, welches in den Anneliden und Nemertinen thatsächlich gegeben ist. Es bleiben nach wie vor die Tunicaten eben ungegliederte Thiere ohne den typischen Gegensatz des segmentirten Kopfes und Rumpfes bei den wirklich gegliederten Thierformen. Der aus der Ascidienchorda, ihrem Kiemenkorb und Nervenrohr herzunehmende indirecte Einwand gegen die viel nähere Verwandtschaft der Anneliden und Wirbelthiere kann hiernach als definitiv beseitigt angesehen werden.

II. Das Lanzettfischchen und die Wirbelthiere. Auch den „ehrwürdigen Amphioxus“ kann ich nicht als Wirbelthier gelten lassen, obgleich seine verwandtschaftlichen Beziehungen zu diesen als unumstösslich erwiesen angesehen werden. Gelänge es nun in der That meinen Gegnern, zu zeigen, dass die unläugbar vorhandene Uebereinstimmung in einzelnen

[1]) Von einer Rückführung des Typus der Ascidienniere auf den der Wirbelthiere oder umgekehrt zu sprechen ist nach dem, was ich über die Entstehung der Niere der Vertebraten festgestellt habe, nicht mehr möglich. Viel eher dürfte es gelingen, sie aus der Niere oder dem Excretionsorgan der ungegliederten Thiere (z. B. der Rotatorien, Blutegelembryonen und Molluskenembryonen des ersten Stadiums) zu erklären. Das ist indessen bis jetzt auch noch nicht möglich.

Organen den Amphioxus mitten zwischen die Ascidien und die Wirbelthiere stellte, — so dass er als das von mir als fehlend bezeichnete Uebergangsglied zwischen den beiden Extremen anzusehen wäre —; so könnte er höchstens als Durchgangspunkt in auf- oder absteigender Linie gedeutet werden. Dohrn's Versuch in letzterer Richtung kann mich nicht aufmuntern, ihm zu folgen; sind jene behaupteten Verwandtschaftsbeziehungen wirklich entscheidend, so steht es auch für mich fest, dass der Amphioxus nicht als Durchgangspunkt zu einer degradirten Reihe verkommener Wirbelthiere, sondern nur als Ausgangspunkt einer sich immer weiter ausbildenden Gruppe angesehen werden kann.

Es sind im Grunde nur zwei Charaktere, auf welche die Ansicht gegründet werden könnte, Amphioxus stände mitten zwischen den Ascidien und den Wirbelthieren: die Entstehung des Nervensystems und die chorda dorsalis. Bei den Ascidien legt jenes sich — doch nur mitunter — als Rohr an, fällt aber immer wieder in einen niederen Zustand zurück; beim Amphioxus bleibt es in Röhrenform bestehen, ohne den schroffen Gegensatz zwischen Gehirn und Rückenmark, ja selbst nur die leiseste Spur einer Gehirnkrümmung erkennen zu lassen, wie sie bei den Wirbelthieren vorkommt. Das ist aber auch Alles. Bei allen Wirbelthieren ohne Ausnahme gesellt sich zum centralen Nervensystem auch das der Spinalnerven und Spinalganglien, welche dem Amphioxus und den Ascidien völlig fehlen; bei allen Fischen ohne Ausnahme, (selbst bei den Cyclostomen, die dem Amphioxus so nahe stehen sollen), findet sich die Seitenlinie als ein dem Seitennerv zugehöriges Sinnesorgan, bei Amphioxus und den Ascidien findet sich keine Spur davon. Und die bezeichneten typischen Glieder des Nervensystems der Wirbelthiere gewinnen ihre Bedeutung nicht etwa dadurch, dass sie allmälig sich ausbildende, erst in den höchsten Wirbelthieren ganz vollkommen entwickelte Glieder sind; nein, sie finden sich gerade im Gegentheil bei den niedersten Wirbelthieren am stärksten entwickelt, so dass es schwer hält, anzunehmen, sie seien Organe, plötzlich in ihnen entstanden, ohne dass der nächste Verwandte, der zu den Wirbelthieren gerechnete Amphioxus, auch nur die mindeste Spur davon besessen haben sollte. Also selbst in dem einen wichtigen Organe, welches die Wirbelthiernatur dieses Thieres beweisen soll, fehlen Theile oder Anlagen dazu, welche für alle übrigen Wirbelthiere im höchsten Grade charakteristisch sind — während sie sich umgekehrt in nicht sehr abweichender Form bei den Anneliden wiederfinden!

Auch die chorda dorsalis liefert nur schlechtes Beweismaterial. Hier ist der Zusammenhang derselben weder mit derjenigen der Ascidien, noch der Wirbelthiere wirklich erwiesen. Bei jenen bezeichnet die sogenannte

chorda keine Axe, von welcher aus sich die Muskelplatte einerseits um das Nervenrohr, andrerseits um das Darmrohr herumkrümmte; es fehlt ihnen der bigeminale Typus. Dieser ist auch beim Lanzettfischchen noch nicht nachgewiesen, doch aber anzunehmen, obgleich es dann schwer begreiflich bleibt, dass ihm die Seitenlinie und der Seitennerv gänzlich fehlen solle, da diese gerade jene Stelle bezeichnen, von welcher aus sich die Rückenplatten um das Nervensystem und die Bauchplatten in entgegengesetzter Richtung herumkrümmen. Aber selbst, wenn wir annehmen, es sei für dasselbe der bigeminale Entwicklungstypus thatsächlich nachgewiesen, so bestünden doch noch grosse Gegensätze im Bau, welche bis jetzt trotz der massenhaften Hinschlachtung des Amphioxus in neuerer Zeit nicht genügend aufgeklärt sind. Gerade so leicht aber, wie die chorda der Wirbelthiere aus der des Amphioxus und der Ascidien abzuleiten wäre, könnte man dieselbe auf die Chordazellen der Anneliden zurückführen. Viel ähnlicher den Wirbelthieren, als durch die chorda selbst, wird ihnen der Amphioxus durch die mit der Chordascheide verbundenen, das Nervensystem fast in Form von Wirbelbögen umspannenden Bindegewebsmassen. Aber auch bei den Anneliden findet sich eine bindegewebige Umhüllung, — welche dann allerdings auch noch die Spinalganglien und die Ursprünge der Spinalnerven mit umspannt —, die sogar in einzelnen Fällen (z. B. Ammotrypane), recht sehr an die Scheiden des Nervensystems von Amphioxus erinnert; ich finde überhaupt nicht selten so eigenthümliche Gewebe am oder unter dem Nervensystem der Meeresanneliden, dass sich mir die Vermuthung aufgedrängt hat, es möchte bei einigem Nachsuchen, — welches bisher nie geübt wurde —, doch noch einmal bei echten Anneliden eine gut entwickelte Larvenchorda mit Scheide und selbst eine Anlage der skeletogenen Schicht gefunden werden. Eine Vermuthung ist natürlich kein stichhaltiges Argument. Dagegen jedoch muss ich auf's Entschiedenste protestiren, dass man die unläugbar vorhandenen Gegensätze zwischen chorda des Amphioxus und der Wirbelthiere und ihrer skeletogenen Schichten ignorirt oder läugnet, blos weil man glaubt, diese Gegensätze müssten erklärbar sein. Das Eine ist so gut eine Annahme, wie das Andere. Glaubt man erklären zu können, so versuche man dies durch Beobachtungen; aber man lade doch nicht das Publikum ein, den logischen Sprung mitzumachen, der z. B. in einer jüngst gefallenen Aeusserung liegt: es sei zwar das Auge des Amphioxus kein Wirbelthierauge, gerade desshalb aber bemerkenswerth, weil es dadurch den Uebergang zu den Augen der Wirbellosen bilde — mit welchen Wirbellosen wird dabei wohlweislich nicht erörtert.

Diese zwei, scheinbar völlig unantastbaren Gründe für die Wirbelthiernatur des Amphioxus und seine vermittelnde Stellung zwischen den Ascidien

und Wirbelthieren sind also gar nicht einmal so sicher gegründet, wie man uns das glauben machen will. Noch weit schlimmer steht es mit den übrigen Argumenten. Da ist zunächst der Kiemenkorb — in völliger Uebereinstimmung besteht derselbe auch bei dem Balanoglossus, welchen man doch desswegen wohl kaum wird zu den Wirbelthieren stellen wollen; in etwas abweichender Gestalt besteht er, wie ich gezeigt habe (Taf. XV. Fig. 1, pag. 311) auch bei den Anneliden, und es geht aus einer den Kiemenspalten und -gängen der Wirbelthiere vergleichbaren Anlage der Schlundkopf der Anneliden d. h. der Kiementheil des Kopfdarms hervor (s. pag. 309). Viel abweichender dagegen ist der Kiemensack der Ascidien gebaut, und wenn es auch gelingt, in ihm den gleichen Typus in Bau und Entstehung, wie bei den Wirbelthieren zu erkennen, so ist dies, wie wir gesehen haben, bei den Anneliden und Enteropneusten noch viel leichter möglich. Die Gliederung des Amphioxus ist nicht zu läugnen, ebensowenig der Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf. Beides aber fehlt den Ascidien vollständig; der Kiemensack legt sich bei ihnen auf einmal vollständig an und der Eingeweidesack, den man etwa dem Rumpfe der Wirbelthiere gleichstellen könnte, zeigt nicht die leiseste Spur einer Segmentirung. Diese aber spricht sich beim Amphioxus sehr scharf in den Muskeln, Gefässen und Nerven aus. Wie den echten Wirbelthieren, so kommt indessen allen Anneliden derselbe Charakter scharfer Segmentirung zu; auch bei diesen sind Nerven, Gefässe und Muskel vollständig scharf gegliedert. Das einzige Organ, welches Ascidien, Amphioxus und niederen Fischen (Cyclostomen) gleichmässig zukommt, ist das auf der Cardialseite des Kopfdarmkiementheils[1] (s. Taf. XV., Fig. 26, 29) liegende Endostyl der Tunicaten; auch scheint es den Anneliden zu fehlen. Wenn wir indessen bedenken, dass erst durch die vorliegende Untersuchung auf das Vorhandensein eines Kiementheils im Schlundkopf der Anneliden hingewiesen wird, so kann es auch nicht befremden, dass wir bis jetzt noch nichts von einem Endostyl der Anneliden wissen. In allen Fällen aber kann dies einzige Organ nicht die grossen und bisher unversöhnten Gegensätze im Bau des Amphioxus und der Wirbelthiere aus dem Wege räumen, um so weniger, als die jetzt noch kurz hervorzuhebenden typischen und faktischen Unterschiede zwischen ihnen in keiner Weise aufgeklärt worden, noch überhaupt aufklärbar sind.

---

[1]) In der Colorirung der Fig. 2 habe ich die von Gegenbaur herrührende Bezeichnung der Bauchrinne im Kiemensack der Ascidien als Darmtheil des Kopfdarms angenommen, um das von ihm gegebene Schema nicht willkürlich zu verändern. Ich will damit aber durchaus nicht sagen, dass ich mich dieser Deutung anschliessen kann; ich sehe vielmehr im Endostyl nur eine Anhangsdrüse des Kiementheils des Kopfdarms.

Ich will nur die wichtigsten hervorheben. Auf den Mangel aller Spinalganglien habe ich oben schon hingewiesen; auch die Rückenmarksnerven entspringen dem entsprechend nicht mit zwei Wurzeln. Die Extremitäten fehlen vollständig; die der Wirbelthiere müssten also auch selbständig entstanden sein. Ein eigentliches Skelett, — dessen Hauptcharakter mit darin liegt, dass es in seiner Gliederung sich nicht an die der Ursegmente anschliesst —, fehlt gänzlich; das Gefässsystem ist durchweg nach dem Typus desjenigen der Anneliden gebaut und durch die allen Gefässen zukommende Contractilität selbst vom einfachsten, embryonalen Gefässsystem eines echten Wirbelthieres unterschieden. Nieren sind gar nicht da; es gehört in der That eine wunderbare Kurzsichtigkeit dazu, um in den ventralen Epithelfalten der Kiemenhöhle eine echte Niere zu erblicken; die Geschlechtsorgane endlich sind durchweg nach dem Typus der Anneliden, oder besser nach dem der Nemertinen gebaut, haben aber in ihrer Lage, Bau und wahrscheinlichen Entstehung auch nicht einen Punkt der Aehnlichkeit mit den Keimdrüsen der Wirbelthiere aufzuweisen.

Ganz im Gegensatz dazu zeigen die Anneliden in fast allen diesen Punkten die nächste Beziehung zu den Wirbelthieren, ihr Urogenitalsystem, ihr Gefässsystem, ihre Spinalganglien und -nerven sind theils mit denen der Wirbelthiere identisch, theils lassen sie sich auf denselben Typus zurückführen. Ich kann daher den Amphioxus auch nicht mehr als echtes Wirbelthier gelten lassen; denn das, was ihn diesen scheinbar nähert, ist im Grunde gar nicht so sehr wirbelthierähnlich [1]), und kommt ausserdem mehr oder minder entschieden auch den Anneliden zu; und während die Mehrzahl der Organe ihn stark von den Wirbelthieren entfernen, treten diesen die Anneliden durch eben dieselben Organe viel näher, als der Amphioxus dies thut und als man bisher gewusst oder angenommen hat. Die allgemeinsten Eigenschaften endlich: Segmentirung, Gegensatz von Kopf und Rumpf und der bigeminale Entwicklungstypus kommen den Anneliden in ebenso ausgesprochener Form, wie den Wirbelthieren und dem Amphioxus zu.

Sollte ich nun gezwungen sein, meine Ansicht darüber zu äussern, wo-

---

[1]) Der bekannte Versuch Stieda's, in den Körpernerven des Amphioxus doch die zwei Wurzeln der Spinalnerven wiederzufinden, muss als gründlich misslungen bezeichnet werden. Ueberhaupt will mir scheinen, als ob man von vornherein die Wirbelthiernatur des Amphioxus immer nur als Axiom behandelte; denn sonst ist es mir unverständlich, wie fast jeder Beobachter bei der Untersuchung bald dieses, bald jenes Organes sagen kann, es sei dasselbe zwar ganz verschieden von dem der Wirbelthiere, aber grade desshalb interessant, weil es nun den Uebergang zu den Wirbelthieren bezeichne. Ich finde das wenig logisch. Noch erstaunlicher erscheint mir die Aeusserung, es hätte derselbe die Anlage sämmtlicher Primitivorgane mit den Wirbelthieren gemein.

hin denn nun eigentlich der Amphioxus gehört, so muss ich wie früher schon und wie ich glaube als der Erste, ihn als eine wahrscheinlich zwischen den gegliederten Würmern, den Enteropneusten und den Ascidien stehende Zwischenform ansprechen. Ich halte es indessen nicht für meine Aufgabe, seine positiven Verwandtschaftsverhältnisse zu besprechen, da dazu eine bessere Untersuchung des Balanoglossus, als die oberflächliche von Kowalewsky ist, gehört, und da es für meinen Zweck genügt, gezeigt zu haben, dass das Lanzettfischchen fast weniger das Recht hat, ein Wirbelthier genannt zu werden, als etwa ein Regenwurm oder eine Nereis.

Durch das Voranstehende sind auch schon die aus den unläugbar vorhandenen Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Cyclostomen und Amphioxus (und den Ascidien) herzunehmenden indirecten Gründe gegen die Wirbelwürmertheorie im Grunde widerlegt. Doch kann ich nicht umhin, hier noch kurz einzugehen auf den Huxley'schen [1]) Versuch, durch einen Vergleich des Kopfendes der Cyclostomen auch die Schädelwirbeltheorie (in der modernen Form) auf das Lanzettfischchen zu übertragen.

Wenn ich Huxley recht verstehe, so ist es für ihn eine ausgemachte Sache, dass der Amphioxus ein Fisch sei; denn ich finde bei ihm nirgends eine Discussion der Gründe, welche mich in dem ihm bekannten Aufsatz „Stammverwandtschaft" bestimmt hatten, zu erklären, er sei kein Wirbelthier, also auch kein Fisch. Von dieser Ansicht als einem Grundsatz ausgehend und unter der stillschweigenden, doch aus seinen Bemerkungen herauszulesenden Voraussetzung, dass bei allen Wirbelthieren die Zahl der Schädelurwirbel übereinstimmen müsse, vergleicht er nun die Kopfregion des Amphioxus mit der der Ammacoetes. Die Region, welche bei dem letzteren zwischen Auge und Ohr liegt, identificirt er mit dem Kopftheil, welcher bei dem Amphioxus zwischen dem Auge und dem siebenten Myotom liegt, und zwar ganz allein desshalb, weil hier ein „velum" die Mundhöhle von der Kiemenhöhle in beiden Gattungen trennen solle. Er kommt dadurch zu der Ansicht, es entspreche die Region zwischen Auge und Ohr bei den Wirbelthieren nicht weniger als sieben Urwirbeln, — die freilich auch schon bei den Cyclostomen nicht mehr vorhanden seien —, und die innerhalb dieses Bereiches beim Amphioxus vom Nervensystem entspringenden Nerven identificirt er den dritten bis sechsten Gehirnnerven der höheren Wirbelthiere. Wollte man nun, — was ich indessen auch nicht einmal kann —, die von Huxley gewählte Basis, die Homologie des Velums bei Ammacoetes und Amphioxus, annehmen, so geriethe man doch, wie

---

[1]) Huxley, Preliminary Note upon the Brain and Skull of Amphioxus lanceolatus. Royal Society Dec. 1874. Ann. N. H. 4. Ser. Vol. 15. 1875, pag. 225—229.

Huxley, durch die darauf basirten Folgerungen in Conflict mit den Thatsachen. Er spricht nemlich immer von den sieben ersten Nervenpaaren des Amphioxus, während man doch durch die Untersuchungen von Stieda und Langerhans weiss, dass nur die ersten Nerven wirkliche Paare bilden, alle übrigen aber alternirend stehen, dass ferner alle Nerven ausnahmslos einwurzelig sind (Langerhans) und dass nur die beiden ersten Hirnnerven an ihrem Ursprunge Ganglien tragen. Bei so fundamentaler Abweichung in der Structur dürfte von einer wirklichen Homologie der Nerven sechs bis sieben des Amphioxus mit denen des dritten bis sechsten Paares der Hirnnerven der Wirbelthiere erst dann zu sprechen sein, wenn Zwischenstufen zwischen dem Kopf des Amphioxus und dem der Cyclostomen gefunden wären, was bis jetzt nicht der Fall ist. Es ist aber ferner auch eines der Axiome, von denen Huxley ausgeht, sicherlich falsch: die Nothwendigkeit der typischen Identität in der Kopfsegmentzahl der Wirbelthiere. Ich habe gezeigt, dass bei Naiden die Zahl der Kopfsegmente verschieden gross sein kann, man wird also auch bei diesen nicht nach einer absoluten Uebereinstimmung in der Zahl ihrer Kopfnerven zu suchen haben, ohne dass man genöthigt würde, die allgemeine Homologie ihres Kopfes aufzugeben. Warum soll das nicht auch bei Wirbelthieren vorkommen können? Ich möchte fast glauben, dass es leichter sein möchte, die Gehirnnerven der Wirbelthiere ihrer Zahl, Ursprung und Verbreitungsbezirken nach mit den Kopfmarknerven eines Chaetogaster zu vergleichen, als mit denen des Amphioxus; wie ich denn auch überzeugt bin, dass eine genaue Untersuchung des Kopfmarkes der Anneliden eine so weitgehende Uebereinstimmung zwischen ihm und dem Kopfmark der Wirbelthiere aufdecken muss, dass man sich wundern wird, die offenbar sehr richtig gefühlten Andeutungen Leydig's bis jetzt nicht besser benutzt zu haben.

VI. Abschnitt. Schlusserörterungen und Folgerungen.

§. 22. Rückblick auf die gegliederten Thiere.

Die indirecten Einwände, welche gegen die Stammverwandtschaft der drei gegliederten Thierklassen angeführt werden, sind, wie wir gesehen haben, zum Theil falsch, zum Theil in ihrer Bedeutung übertrieben; und sie konnten um so entschiedener zurückgewiesen werden, als es gelang, vollständige Identität im Bildungstypus der drei Gliederthierklassen nachzuweisen. Er wird in gleichmässigster Weise bei allen durch folgende Hauptpunkte bezeichnet: 1) die evolutio bigemina; 2) Gegensatz von Kopf zu Rumpf, welche bei den knospenden Anneliden, wie bei den Embryonen

aller gegliederten Thiere einen Wachsthumsvorgang erkennen lassen, den ich als Strobilation bezeichnete; 3) Segmentirung jedes Abschnittes — der Rumpf- wie der Kopf-Proglottis — von vorn nach hinten, in umgekehrter Folge, wie bei der Strobilation; 4) Entstehung des Kopf- und Rumpfkeimstreifens aus symmetrischen Hälften; 5) die Entstehung dieses Keimstreifens in einer beweglichen oder ruhenden Keimblase.

Es ist überflüssig, hier noch einmal auf die kurz zusammengefassten Sätze einzugehen; der Nachweis ihrer Richtigkeit ergiebt sich aus den früheren Abschnitten von selbst. Nur einem Punkt muss ich noch eine kurze Erörterung schenken, da es mir von diesem aus möglich erscheint, nun auch die Brücke von den gegliederten zu den ungegliederten Thieren hinüberzuschlagen. Dieser Punkt ist die Entstehung des Keimstreifens in der Keimblase.

Man weiss, dass bei keinem Wirbelthier eine freilebende Keimblase vorkommt; es entsteht ihr Keimstreif immer in einer ruhenden. Die letztere besteht aus einer einfachen Zellenschicht, die am Keimpol verdickt ist; die einzige Spur eines früheren Zustandes, in welchem die Keimblase der Wirbelthierahnen hätte frei herumschwimmen und sich selbständig ernähren können, will man im Blastoporus sehen. Ich habe diese Frage hier nicht zu untersuchen; genug, dass, wenn er wirklich einmal als Mund oder After fungirte, er diese Bedeutung wohl sicherlich für alle jetzt lebenden Wirbelthiere verloren hat. In dieser ruhenden Keimblase entsteht nun durch einen Keimstreifen das eigentliche Wirbelthier. Der Typus in der Entstehung derselben ist, wie ganz kürzlich schon His [1]) hervorgehoben hat, in der an der Neuralseite stattfindenden Verwachsung zweier Hälften zu sehen, wie er sich am Klarsten bei den Plagiostomen und Knochenfischen, etwas weniger deutlich bei den Amphibien ausspricht; bei den Amnioten scheint er ziemlich verwischt zu sein, obgleich auch His darauf hinweist, dass Spuren dieser Entstehungsweise doch auch wohl noch einmal bei solchen gefunden werden mögen [2]). Wir dürfen nemlich nicht vergessen, dass wir im Grunde doch noch gar keine Uebersicht über die Entwicklungsweisen der jetzt lebenden Thiere haben, und dass, wo wir einmal ein einzelnes Gebiet wirklich gründlich durcharbeiten, wie das z. B. jetzt mit dem Urogenitalsystem der

[1]) His, Ueber die Bildung der Haifischembryonen. Z. f. An. u. Entw. Bd. II, 1876, pag. 115 etc.

[2]) Götte behauptet allerdings in der „Unke“, dass eine Verwachsung zweier seitlicher Keimstreifanlagen in der Mittellinie nicht vorkomme, dass vielmehr im Gegentheil die Anlage des Nervensystems eine ganz einheitliche sei. Ich finde, dass auch hier wieder seine Argumentation völlig naturphilosophischer Art ist; und ich muss His in seiner Auffassung durchaus beistimmen.

Wirbelthiere bald geschehen sein wird —, sich immer ein ganz anderes Resultat herausstellt, wie das ist, welches man nach der modernen Methode durch vorschnelle Verallgemeinerung eines vereinzelten Resultates gewinnt. Es ist hohe Zeit, dass man sich von Seiten der medicinischen Zoologen an den Gedanken gewöhnt, dass Huhn, Frosch, Kaninchen und Meerschweinchen nicht die einzigen Thiere sind, von denen wir etwas lernen können; eine Wendung zum Besseren ist in den neueren Arbeiten zum Theil schon zu bemerken.

Aber es kommt zu diesem Charakter des Keimstreifens durch Verwachsung zweier gesondert auftretender Hälften noch ein zweiter hinzu: der des Gegensatzes von Rumpf- und Kopf-Keimstreif. Wie nun jener erste bei den höchsten Wirbelthieren so verwischt auftritt, dass His den Nachweis seines Vorhandenseins einstweilen nur für möglich hält: so ist in der Anlage des Keimstreifens aller Wirbelthiere der zweite Gegensatz ebenso wenig scharf ausgesprochen. Es beruht dies offenbar auf der hier immer sehr früh eintretenden Bildung des Kopftheils des Embryos; und es würde jener Unterschied zwischen Kopf und Rumpf, — wie er sich z. B. durch die einzelnen Organe beider ausspricht —, doch kaum als ein typischer erkennbar sein, wenn nicht die Segmentirung jedes der beiden Abschnitte genau das Gesetz der Annelidensegmentirung befolgte und wenn nicht längst schon (s. pag. 274 etc.) durch andere Beobachter festgestellt worden wäre, dass der Rumpftheil in seiner Anlage und weiteren Umbildung immer um ein Kleines dem Kopfe voraus wäre.

Beides nun, die Verwachsung des Keimstreifens aus zwei Hälften und der Gegensatz der Rumpf- und Kopfkeimstreifen ist bei den Anneliden, welche einen in allen Einzelheiten erkennbaren embryonalen Charakter tragen, viel schärfer nachweisbar ausgeprägt. Die drei auf Taf. XV, Fig. 5—7 gegebenen Schemata repräsentiren drei Bildungsstadien in der Entstehung des Keimstreifens bei Euaxes (nach Kowalewsky). In Fig. 5 liegen die beiden getrennten Keimstreifhälften an der Cardialseite des Keimblasendurchschnitts; in Fig. 6 haben sie den grössten Umfang derselben überschritten und in Fig. 7 findet sich über dem nun ganz auf der Neuralseite liegenden Mesoderm des Keimstreifens die neurale Ectodermverdickung. Von diesen Figuren entspräche das zweite etwa dem Anfangsstadium der Entwicklung eines Keimstreifens vom Knochenfisch oder Frosch, das dritte dem der Amniaten und des medicinischen Blutegels, bei welchen scheinbar keine Verwachsung aus zwei ursprünglich getrennten Hälften mehr stattfindet. Noch klarer tritt die Uebereinstimmung zu Tage, wenn man die möglichst getreu nach verschiedenen Autoren (His, Robin, Kowalewsky) copirten Bilder (Taf. XIV, Fig. 1—19, Fig. 23) vergleicht; um diese Vergleichung

zu erleichtern, habe ich dem Felde des Blastoporus, sowie das vom Keimstreifen allmälig umwachsene Feld durch verschiedene Farben von einander und von dem eigentlichen Keimstreifen abgesetzt. Aber auch der Gegensatz zwischen Rumpf- und Kopfkeimstreifen ist hier ungemein deutlich; es giebt in der That, — wie eigentlich schon aus Leuchart's und zum Theil auch aus Rathke's Beobachtungen an Hirudineen hervorgeht —, bei den Blutegeln ein Entwicklungsstadium, in welchem an den Seiten des Kopfes, wie des Rumpfes der fressenden Larve je eine Hälfte des Keimstreifens von Kopf und Rumpf gänzlich gesondert von einander zu beobachten sind (Taf. XV, Fig. 21, 22, Schema [1]). Es lässt sich hier also der Typus des Keimstreifens im Grunde auf die Einsenkung von vier symmetrischen Zellplatten zurückführen, die paarweise an den Seiten des Kopfes und Rumpfes auftreten. Wie bei den Wirbelthieren haben sie die Tendenz, in der Mittellinie mit einander zu verwachsen; aber nur dem Rumpfkeimstreifen gelingt dies vollständig, die beiden Hälften des Kopfkeimstreifens können wegen ihrer Biegung (s. Taf. XV, Fig. 22) sich nur in der neuralen Mittellinie mit dem Rumpfkeimstreifen, in der cardialen Mittellinie untereinander verbinden, da eine ihrer ganzen Länge nach stattfindende Vereinigung einfach durch den längst vor Auftreten der Keimstreifanlagen schon vorhandenen embryonalen Schlund verhindert wird.

Giebt man endlich zu, dass die Bildungsweise des Kopfes und Rumpfes in den knospenden Anneliden dem Wesen nach mit derjenigen im Embryo übereinstimmt, so ist hier der Typus im Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf, wie er durch die Strobilation ausgedrückt wird, am Schärfsten unter allen gegliederten Thieren ausgeprägt; hier vollendet sich die Segmentirung des Rumpfes zu gutem Theile, ehe nur die mindeste Spur der Kopfkeimstreifhälften zu erkennen ist; ja diese sind sogar der Zeit ihres Auftretens nach viel inniger mit der davorliegenden Rumpfzone des nächstvorderen Zooids verbunden, als mit der ihnen zugehörigen älteren Rumpfzone.

So verwischt sich also, wenn wir nur den allgemeinen Typus in der ersten

---

[1]) Dieses Schema ist, wie ich ausdrücklich bemerke, nicht etwa als sein müssend construirt, sondern durch Beobachtung an Nephelis festgestellt; ich habe nur für überflüssig gehalten, die Zeichnungen hierüber in extenso jetzt schon zu publiciren. Die dorsale Unterbrechung des Bogens, von welchem Rathke angiebt, dass er als Schlundring den Schlund umspanne und an seinen beiden Enden mit den Bauchkeimstreifhälften verwachse, ist bei Nephelis ziemlich leicht zu erkennen; ebenso sicher ist es, dass aus ihm nicht allein der nervöse Schlundring, sondern auch noch andre Theile des Kopfes hervorgehen, dass er also als Kopfkeimstreif, nicht aber, — wie das bisher geschah —, ausschliesslich als Schlundringsanlage aufgefasst werden darf.

Embryonalanlage der Keimstreifen bei gegliederten Thieren ins Auge fassen, die eigentlich typische Bildungsweise mehr und mehr, je höher wir von den Anneliden anfangend bis zu den höchsten Wirbelthieren aufsteigen; und diese Verwischung ist vor Allem bedingt durch eine immer mehr zunehmende Verkürzung der ersten Entwicklungsvorgänge. Eine sehr weitgehende Verkürzung der Entwicklung spricht sich endlich auch aus in der Keimblase selbst, in welcher die Ausbildung des Keimstreifens vor sich geht. Dort bei Anneliden, wo die vordere Hälfte desselben von der hinteren Rumpfhälfte der Zeit ihres Auftretens nach gänzlich gesondert ist, und jede aus zwei seitlichen Einsenkungen hervorgeht, — von denen also die zwei hinteren des Rumpfes früher auftreten, als die zwei vorderen des Kopfes —, tritt diese Neubildung auf in einem Thiere, welches sich selbständig ernährt, durch Fressen des Eiweisses oder gar Fang der Beute, welches eine Leibeshöhle, äussere Bewegungsorgane in Form von Wimperbüscheln, Wimperreifen und Borstenbüscheln, selbständige Muskulatur der Haut des Rumpfes und Kopfes, einen gut entwickelten excretorischen Apparat (Urnieren der Hirudineen), ja selbst Sinnesorgane und Ganglien besitzt (Meeresanneliden), und das durch die Vertheilung der angeführten Organe und Neubildungen schon von Anfang an den Gegensatz von Kopf und Rumpf erkennen lässt, aber nicht segmentirt ist. Hier bei Wirbelthieren dagegen, wo Kopf und Rumpf zwar den Organanlagen nach sehr verschieden sind, doch aber den eigentlich typischen, primären Gegensatz nur undeutlich zu erkennen geben, eine einfache Keimblase ohne alle Organe, ohne Gegensatz von Kopf und Rumpf, welcher erst später durch die Anlage und Umbildung des Keimstreifens bezeichnet wird. Beide Extreme aber sind doch durch Uebergänge mit einander verbunden; schon bei Clepsine findet sich eine ruhende Keimblase, bei den Arthropoden überwiegt die Zahl der ruhenden gegen die der sich bewegenden; man ist daher berechtigt, auch die ruhende Keimblase der Wirbelthiere nur als eine noch weiter gehende Vereinfachung derjenigen der Anneliden aufzufassen.

Es stellt sich also, wenn wir die streng gegliederten Thiere auf ihren einfachsten, ihnen allen gemeinsamen Typus untersuchen, als Resultat heraus, dass sie durch abweichende Umbildung eines identisch angelegten Keimstreifens in einer ungegliederten Keimblase entstehen, welche letztere in der Gruppe der Anneliden mit stark embryonalem Charakter in Form eines selbständig lebenden Thieres auftritt, dessen zwei Hälften, Kopf und Rumpf, durch die in ihnen auftretenden besonderen und ursprünglich gesonderten Anlagen in den definitiven Kopf und Rumpf des gegliederten Zooids übergeführt werden. Diese bewegliche Embryonalform kann man im Gegen-

satz zur ruhenden Keimblase, der Atremasphära, die Trochosphaera[1]) nennen.

§. 23. Das Verhältniss der gegliederten zu den ungegliederten Thieren.

Die Thatsache, dass der Keimstreif mit seinen zwei paarigen Anlagen in einer ungegliederten Embryonalform entsteht, welche als Trochosphaera[2]) zu einer frei lebenden und dem entsprechend hoch organisirten Larvenform wird, die trotz des Mangels des Keimstreifens doch schon den Gegensatz von Kopf und Rumpf erkennen lässt, wirft die Frage auf, ob es nun nicht möglich sein dürfte, durch sie die Anneliden auch mit den Scoleciden zu verbinden. Weiter oben lehnte ich es ab, hierauf einzugehen,

---

[1]) Man könnte vielleicht versucht sein, zu sagen, der Begriff „Trochosphaera" decke sich mit dem der berüchtigten „Gastraea." Dagegen müsste ich aufs Entschiedenste protestiren. Die Trochosphaera hat den Gastraeamund gar nicht nöthig; es ist für sie gleichgültig, ob ihr Mund früher (Nephelis) oder später, als der After (Selenka's Nereislarve) auftritt; ihr Hauptcharakter liegt in dem Gegensatz von Kopf- und Rumpfhälfte, Neural- und Cardialseite. Die Gastraea dagegen kennt diesen letzteren Unterschied gar nicht; sie ist nichts weiter, als eine an einem Ende eingestülpte Keimblase; ihr Mund, d. h. die zuerst auftretende Einstülpungsöffnung, soll namentlich bei den Formen eines Typus immer identisch sein. Wie sich diese Gastraea als Grundform aller Thiere der verschiedensten Typen mit der Thatsache abfinden will, dass beim Blutegel der Gastraeamund wirklich in den definitiven Mund, bei Nereis in den definitiven After und bei Salmacina (nach Giard) in einen Rusconi'schen After übergeht, ist mir unverständlich; ebenso, wie es sich damit reimt, dass bei Clepsine ein eigentlicher Gastraeamund vollständig mangelt. Alle Formen aber lassen sich ganz ungezwungen auf die Trochosphaera zurückführen, da es für den Gegensatz von Kopf und Rumpf gleichgültig ist, ob der Mund oder der After früher auftritt.

[2]) Die hohe Bedeutung der trochosphaeren Wurmlarve, d. h. der ungegliederten, aber aus Kopf und Rumpf — oder wie man sich meist ausdrückt, aus Kopf- und Anal-Segment — bestehenden und zu selbständigem Leben befähigten Larve ist schon vielfach erkannt worden; man hat bei Gliederfüsslern, den Mollusken, Brachiopoden, den Nemertinen, Anneliden und Planarien auf dieselbe hingewiesen. Soviel ich weiss, ist indessen nie der Versuch gemacht worden, sie als Ausgangspunkt für die Deutung aller symmetrischen Thiere, der wirbellosen wie der Wirbelthiere, zu benutzen; auch war das kaum möglich, so lange man nicht die Identität des primitivsten Entwickelungstypus aller dieser Thiere kannte. Es versteht sich von selbst, dass die zahlreichen Andeutungen über die Grundformen der verschiedenen wirbellosen Thiere, wie wir sie bei Gegenbaur, Leuckart, Lubbock, Claus, Bütschli, Ray, Lankester, Fol, Giard etc. finden, ebenso grossen Einfluss auf die Entwickelung meiner Ansichten üben mussten, wie die Entdeckung, dass der bigeminale Entwickelungstypus allen gegliederten symmetrischen Thieren zukomme.

weil ich mir durch die nachfolgenden Capitel nur den Boden zn bereiten wünschte, auf dem stehend ich glaubte mit Erfolg auch diese Frage in Angriff nehmen zu können.

Hier treten nun die Nemertinen und die Turbellarien als diejenigen Thiergruppen auf, welche in der That die Brücke von den segmentirten Anneliden zu den unsegmentirten Plattwürmern schlagen. Die ersteren sind zwar nicht streng, aber doch immerhin gegliederte Würmer; ihr Körpertheil ist durch die regelmässigen Blindsäcke des Darms, ihre Abwechselung mit den Geschlechtsorganen und durch die von Hubrecht [1]) entdeckten Dissepimente mitunter in sehr regelmässige Abschnitte getheilt; ich kann diese Beobachtung Hubrecht's an einer grossen, platten und sehr durchsichtigen Nemertine bestätigen. Auch die Gefässbögen scheinen sich immer sehr regelmässig segmentweise zu wiederholen. Allerdings ist ihr Nervensystem durchaus abweichend gebaut; es besteht aus zwei seitlichen Strängen und der vorn mit den beiden grossen Gehirnganglien in Verbindung stehende sogenannte Schlundring umgiebt nicht den Darm, sondern den Rüssel. Dazu kommt der vollständige Mangel aller Segmentalorgane; statt ihrer findet sich ein excretorischer Apparat, dessen von den Blutgefässen gänzlich gesonderte Canäle sich bei Malacobdella (nach eigener Untersuchung) in zwei Längsstämmen sammeln, welche links und rechts etwa im vorderen Drittheil des Thieres an der seitlichen Kante in einer deutlich bemerkbaren Oeffnung ausmünden. Gehen wir aber auf die Larven der Nemertinen zurück, so ist die typische Uebereinstimmung derselben mit der Trochosphaera eines Anneliden ohne Weiteres ersichtlich. Beim Pilidium ist der Rumpftheil durch die beiden zuerst auftretenden Saugnäpfe (Taf. XV, Fig. 24 ks) scharf vom Kopftheil unterschieden, da die zwei vorderen erst später auftreten; jene bilden, wie zuerst Metschnikoff [2]) und Bütschli [3]) gezeigt

[1]) Hubrecht, Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. II, Heft 3, pag. 30.

[2]) Metschnikoff, Entwickelungsgeschichtliche Beiträge. Mélanges biologiques T. VI. 1868, p. 715, 716 und Studien über die Entwickelung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. Acad. St. Pétersb. T. XIV, 1869, p. 49.

[3]) Bütschli, Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Archiv für Naturg. 1873.

Barrois gebührt das Verdienst, gezeigt zu haben, dass die Keimstreifentwickelung des Pilidium mit der directen Entwickelung der Desor'schen Nemertinenlarve durch Uebergänge verbunden ist (Comptes rendus 25. Janv. 1875), und dass die Saugnapfgestalt der vier primären Einsenkungen in Beziehung steht zu der Ausbildung von Embryonalmembranen, die der von ihm beschriebenen Nemerteslarve fehlen; dem entsprechend finden sich bei dieser auch statt der Saugnäpfe nur solide Blätter (l. c. p. 3 de lames pleines).

haben, den Hintertheil des Körpers — den Rumpf —, diese dagegen den Kopf und vor Allem den in ihm liegenden Rüssel; der alte Pilidiummund geht in den definitiven Mund über, dagegen wird der alte Schlund wohl zum Theil durch Partien aus den zwei Kopfsaugnäpfen verstärkt und verändert. Schon Leuckart [1]) hat darauf hingewiesen, dass die Vereinigung der zwei hinteren und der zwei vorderen Saugnäpfe zur Ausbildung eines echten Keimstreifens führe; derselbe liegt so, dass er den alten Darm und Mund der primären Larve — der Trochosphaera — von den zwei Seiten her umfasst und es muss ihre Verwachsung, abgesehen von der in der Richtung von hinten nach vorn erfolgenden, in zwei Linien vor sich gehen, deren eine der Bauch-, deren andere der Rückenseite entspricht.

Fast in allen Stücken identisch hiermit ist nun auch der Entwicklungsvorgang von Nephelis. Auch hier entsteht eine bewegliche Keimblase in Form einer Trochosphaera; sie hat (nach eigener Untersuchung) unter der Epidermis eine Muskelschicht, deren Muskelzellen der Länge und der Quere nach verlaufen, und deren Contractionen ziemlich ausgiebig sind; am Kopfe umgiebt ein breiter Wimperring den Mund; der kugelige und blindgeschlossene Magensack hängt, durch einzelne Muskelzellen gehalten, in der ziemlich geräumigen primitiven Leibeshöhle; in dieser endlich verlaufen zwei seitlich-symmetrische Systeme von geschlängelten Canälen, deren Anordnung und Bau viel complicirter ist, als dies nach den Untersuchungen von Rathke, Leuckart und Robin zu sein scheint. Zu dieser Larve, welche, wie man sieht, fast in allen wesentlichen Dingen mit der Trochosphaera (s. Taf. XV, Fig. 21 und 22) der Nemertinen übereinstimmt, geht die Anlage des Keimstreifens genau in der gleichen Weise vor sich, wie bei dieser; auch bei ihr tritt zuerst im Rumpftheil links und rechts eine Ectodermverdickung ein in Form eines rasch in die Länge wachsenden Streifens; fast gleichzeitig tritt der Kopfkeimstreifen gleichfalls in Form zweier Streifen auf; alle vier vereinigen sich untereinander und der so gebildete, aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Keimstreif verwächst nun in der neuralen Mittellinie und über dem Schlunde zum sich segmentirenden eigentlichen Keimstreifen. Ein grosser Unterschied scheint allerdings zu bestehen: bei Nephelis geht aus dem verwachsenen Keimstreif die in der Mitte zusammenhängende Ganglienkette hervor und ihr Nervenring umgiebt den Kopfdarm, bei Nemertes dagegen bleiben die beiden Seitennerven beständig von einander getrennt und ihr Nervenring umgiebt den Rüssel, welcher ein gänzlich vom Darm unabhängiges Glied ihres Körpers zu sein scheint.

---

[1]) Leuckart, Parasiten. Bd. I, 1863, pag. 700.

Ich glaube indessen jetzt zeigen zu können, dass dieser Gegensatz nur ein scheinbarer ist. Um dies zu thun, müssen wir noch kurz die wesentlichsten Phasen im Knospungsvorgang der Turbellarien in's Auge fassen.

Bei dem Knospungsvorgang von Microstomum lineare, dessen genaueste durch Graff [1]) gelieferte Beschreibung ich für die gleiche Species, eine neue Art derselben Gattung und für Stenostomum leucops bestätigen kann, hat jedes Zooid ohne Ausnahme die Fähigkeit, in gleichartiger Weise in infinitum fortzuwachsen; sowie aber ein jedes ein bestimmtes Längenmass überschritten hat, schiebt sich ein neuer Kopf etwas hinter der Mitte ein, um mit dem Hintertheil zu einem neuen Zooid zu verwachsen. Da nun sowohl das alte Zooid, welches das erste Kopfende trägt, wie das zweite, welches hinten das alte Schwanzende aufzuweisen hat (Taf. XV, Fig. 23, copirt nach Graff) und alle dazwischen eingeschobenen mit ihren eingekeilten Hinterenden nach hinten fortwachsen und sich theilen; so bildet sich eine höchst complicirte Knospungsfolge, welche in ihrer einfachsten Phase durch das Schema Taf. XV, Fig. 15 verständlich ausgedrückt ist. Die fast gleichaltrigen Zooide sind durch gleiche Grösse der Abschnitte und der in ihnen angebrachten Theile bezeichnet, Kopf- und Rumpftheil eines jeden durch die verticale Schraffirung des ersteren von einander abgesetzt. Durch die Buchstabenbezeichnung ist diese Generationsfolge noch schärfer hervorgehoben.

Der hier und in der Figur ganz kurz und schematisch beschriebene Knospungs- oder Theilungsvorgang von Microstomum steht, wie ein Blick auf das für Myrianida oder Nais proboscidea (Taf. XV, Fig. 14) geltende Schema lehrt, ziemlich stark im Gegensatz zu diesem. Bei beiden Arten wächst das hinterste Zooid A′ weiter, ohne sich zu theilen; dagegen schiebt sich vorne zwischen dem als Amme fungirenden Zooid A und A′ ein neues A^2, dann A^3, dann A^4, A^5 u. s. w. nach der Weise der Strobilation ein, und zwar entsteht dabei allemal die hintere Rumpfzone eines Zooids früher, als seine Kopfzone, dem Wesen der Strobilation entsprechend. Hier ist also — wenigstens für eine Zeit lang — die Fähigkeit des Wachsthumes am hinteren Körperende über das normale Mass hinaus auf das Zooid A beschränkt. Denkt man sich nun aber, dass die gleiche Fähigkeit auch A′ zukomme, so wird sich eine Kette bilden, wie sie in dem Schema Taf. XV, Fig. 16 dargestellt ist; es wird, während sich A^2, A^3, A^4 etc. nach der Weise der Strobilation zwischen A und A′ einschieben, hinten aus dem Afterende von A′ die neue Zooidreihe B^1, B^2, B^3, ... gleichfalls

[1]) Graff, Neue Mittheilungen über Turbellarien. Z. f. w. Z. Bd. XXV, 1875, p. 408 sqq. Taf. XXVII, Fig. 1.

nach dem Gesetz der Strobilation entwickeln müssen. Thatsächlich kommt ein ähnliches Stadium bei den grossen Ketten von Nais barbata vor. Diese Form stellt sich als Bindeglied zwischen die andern beiden, scheinbar unvermittelten Extreme; man braucht nur anzunehmen, dass immer mehr Afterenden der durch den Kopf vervollständigten und ebenso die der alten Zooide fortwachsen, so kann man leicht das für Nais barbata gültige Schema auf das von Microstomum reduciren. Dies letztere aber entspricht ganz genau dem Wachsthumsschema von Chaetogaster diaphanus unter den Anneliden.

In Bezug auf die allgemeine Wachsthumsfolge stimmen also die knospenden Anneliden mit den knospenden Turbellarien überein. Sie thun dies ferner auch mit der Strobila einer Taenia oder einer Qualle (s. Taf. XV, Fig. 17, 19); bei beiden ist, wenn man sie in der hier gegebenen Weise orientirt, das hinterste Zooid das älteste, das dem ungetheilten Scolex zunächst stehende das jüngste. Aber ein wesentlicher Unterschied besteht dennoch. Bei der Quallen-strobila oder einer Taenienkette kann das hinterste Zooid nicht mehr fortwachsen; umgekehrt hat das hinterste Zooid jeder Turbellarienstrobila (s. Taf. XV, Fig. 15) die Tendenz immer weiter zu wachsen und so auch am hintern Ende, da wo die reife Proglottis einer echten Strobila sich ablöst, neue Zooide zu erzeugen. Die gleiche Eigenschaft kommt endlich auch den Hinterenden aller knospenden Chaetopoden zu; auch diese wachsen immer weiter und bringen es so gut, wie das älteste vorderste Zooid zur Ausbildung neuer Thiere. Aber hier stellt sich dann abermals ein neuer Unterschied, die Segmentation ein. Jedes einzelne Zooid wird nun, — mag es vorn oder hinten oder in der Mitte entstehen —, in umgekehrter Richtung, als die Strobilation fortschreitet, in Segmente getheilt. Während für die Strobilation das (embryonale) Zuwachsende immer vorne lag, bildet nun für die Entstehung der Körpersegmente das Hinterende das embryonale Zuwachsorgan. Es ist also in allen Zooiden das hinterste Segment immer das jüngste, das dem After zunächst stehende. Zugleich offenbart sich auch durch die in den Zooiden der Anneliden eintretende Segmentirung ein scharfer Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf. Die Segmentirung beginnt zuerst ausnahmslos am vorderen Rumpfende, und fängt erst am vordern Kopfende an, wenn sich der Rumpf bereits in mehr oder minder zahlreiche Segmente getheilt hat; es tritt also das jüngste Kopfsegment an das dahinter liegende, älteste Rumpfsegment heran und verwächst mit ihm (Taf. XV, Fig. 18).

Bei den Taenien und Quallenpolypen fehlt dieser Gegensatz gänzlich, es tritt bei ihnen nur die einfache Strobilation ein. Die Microstomen und Stenostomen dagegen zeigen eine Generationsfolge ihrer Zooide, welche nur

einer ganz geringfügigen Aenderung bedarf, um ohne Weiteres in die segmentirte Form einer Chaetogaster-strobila überzugehen. Nimmt man nemlich an, es verlängere sich das Afterende von A und B (Taf. XV, Fig. 15) über die zweifache Grösse des normalen Masses hinaus, ohne dass sich eine neue Kopfzone einschiebe, und diese trete erst auf, wenn es die acht- oder zehnfache Länge des normalen Masses erreicht habe; so braucht man nur noch, entsprechend dem Wachsthum nach hinten, eine an bestimmten Stellen auftretende Abgrenzung der inneren Theile anzunehmen, eine Dissepimentbildung, um ohne Weiteres das Schema für Microstomum in das für Chaetogaster umzuwandeln. Es unterscheidet sich also im Grunde genommen die Kette von Microstomum von der des Chaetogaster nur dadurch, dass bei diesem der Rumpf aus 3—5 Segmenten, dort bei Microstomum aber nur aus einem besteht. Denkt man sich die vom Frühjahr bis zum Herbst thatsächlich eintretende Verminderung der normalen Rumpfsegmentzahl eines ungeschlechtlichen Chaetogaster (von fünf im April und Mai bis zu drei im November) noch weiter fortgesetzt, so würde dann schliesslich die Chaetogasterkette die in Taf. XV, Fig. 15 gegebene Form angenommen haben. Ich halte es nicht für unmöglich, grade bei dieser Art durch geschickte Experimentation ein solches Resultat zu erzielen; grade so, wie es Schneider bei einer Quallen-hydra gelungen ist, ihr Wachsthum so zu beschränken, dass sie es nur zur Ausbildung einer einzigen Qualle, also gar nicht zur Bildung einer echten Strobila brachte.

Diese Vergleichung aber setzte voraus, dass die Einschiebung einer Knospungszone bei Chaetogaster und die eines Kopfendes bei Microstomum sich wirklich miteinander vergleichen liessen, wirklich identisch seien. In Bezug auf die allgemeinsten Verhältnisse herrscht hier nun in der That Uebereinstimmung, wenngleich im Aufbau der einzelnen Glieder nicht unerhebliche Verschiedenheiten obwalten.

Die Knospungszone einer Nais oder von Chaetogaster setzt sich, wie ich gezeigt habe, aus zwei ganz verschiedenen Theilen, der hinteren Kopf- und vorderen Rumpfzone zusammen. Beide entstehen gleichzeitig; aber die hintere Kopfzone braucht zu ihrer vollen Ausbildung wenigstens bei Nais viel weniger Zeit, als die Rumpfzone. Diese ist dadurch in gewissem Sinne als jünger bezeichnet; und ich halte es gar nicht für unmöglich, dass noch einmal knospende Anneliden gefunden werden mögen, bei welchen diese typische Verschiedenheit der beiden Zonen auch ihren entschiedenen Ausdruck in der zeitlichen Differenz ihres Entstehens fänden. Bei Microstomum und Stenostomum nun ist eine solche vorhanden; die Kopfzone von A_2 oder B_2 schiebt sich ein, ohne dass sich am davorliegenden Hinterende von A oder B (A^3 oder B^3) eine scharfe Abgrenzung einer Rumpfzone zeigte.

Virtuell ist sie doch vorhanden, wie die noch später eintretende Einschiebung einer neuen Kopfzone für A^3 oder B^3 beweist; denn ohne dass vorher der hinterste Theil von A oder B sich zum Rumpftheil d. h. zur Rumpfzone von A^3 oder B^3 umgewandelt hätte, könnte die neue Kopfzone jene Rumpfzonen nicht zu einem neuen Zooid vervollständigen. Unwesentlich ist eben für die allgemeine Auffassung, ob sich der Rumpftheil eines neuen Zooides früher oder später von seinem davorliegenden Mutterboden absondert, da er erst durch die Verwachsung mit dem noch später sich davor einschiebenden Kopftheil zum integrirenden Bestandtheil eines neuen Zooids wird. Von grösster Bedeutung aber wäre es, zu zeigen, dass in der That die Kopfzone eines Microstomum nach ihrer Entstehung und Umbildung in einzelne Organe mit derjenigen eines Anneliden übereinstimmte.

Wenn es mir nun auch bis jetzt noch nicht gelungen ist, eine ganz vollständige Uebereinstimmung in dieser Beziehung nachzuweisen, so glaube ich doch auch jetzt schon die Identität im Typus der Organanlagen wenigstens sehr wahrscheinlich machen zu können.

Wenn bei den ungeschlechtlichen Ketten von Microstomum das hintere Ende eines Zooids durch Einschieben einer neuen Kopfzone selbständig gemacht wird, so beruht dies vor Allem auf der Neubildung eines Kopfdarms, des dorsalen Schlundganglions und der bekannten wimpernden Sinnesgruben, welche dieser Gattung (und Stenostomum) ebensogut zukommen, wie vielen Nemertinen. Vor der Neubildung durchzogen die beiden seitlich liegenden Nervenstränge ohne alle Anschwellungen den ganzen Körper bis an das nächste schon ausgebildete Zooid, wo sie mit den Ganglienhälften des sogenannten Gehirns ebenso zusammenhängen, wie dies die Nerven des Bauchmarks in einer Naidenkette thun (s. pag. 195 etc.). Wie nun hier die Neubildung der Ganglien und der Sinnesgruben im Speciellen vor sich geht, kann ich einstweilen nicht angeben; das ungemein ungünstige Material verlangt zu eingehenden histologischen Untersuchungen mehr Zeit, als ich in diesem Sommer zur Verfügung hatte; aber das kann ich mit allergrösster Bestimmtheit versichern, dass das dorsale Schlundganglion nicht etwa durch Einwucherung von dorsalen Medullarplatten her entsteht, sondern genau, wie bei Naiden, durch Verschmelzung zweier seitlich auftretender Zellgruppen, die sich in der Mittellinie vereinigen. Und diese Verwachsungsstelle liegt nicht dorsal über dem alten, die ganze Kette durchziehenden Darm, sondern unter diesem, dagegen über der Einsenkung, durch welche der neue Kopfdarm (Taf. XV, Fig. 10 k, m') gebildet wird. Dieser letztere lässt in seiner definitiven Structur deutlich eine symmetrische Anlage erkennen; auch glaube ich gesehen zu haben, dass anfänglich der junge, mit dem

Rumpfdarm noch nicht in Verbindung getretene Kopfdarm aus zwei deutlich geschiedenen Hälften besteht. Während nun vor und über dem neuen Kopfdarm das Gehirn entsteht durch Verwachsung der zwei seitlichen Einsenkungen (Kopfkeimstreifen) in der Mittellinie, aber unter dem alten Darm: bildet sich aus derselben Anlage, welche den neuen Kopfdarm erzeugt, ein Nervenring aus, welcher diesen letzteren umgreift und sich vorn an den hinteren Abschnitt der beiden Gehirnganglien ansetzt (Taf. XV, Fig. 10 v). Schneider[1]) hat diesen Schlundring der Turbellarien schon gekannt; er beschreibt ihn von Mesostomum Ehrenbergii, wo er in weitem Bogen den Schlund umgiebt. Aber dieser Schlundring wird nicht dadurch gebildet, dass die zwei Hauptnervenstämme sich auf der dem sogenannten Gehirn gegenüberliegenden Seite vereinigen, sondern er besteht — bei allen Turbellarien — neben diesen; die beiden Hauptnerven, die Seitennerven, vereinigen sich bei Turbellarien und Nemertinen fast nie. Eine Ausnahme hiervon macht der merkwürdige Pelagonemertes nach Moseley[2]), nicht aber Malacobdella, wie ich gegenüber Blanchard, von dem Gegenbaur einfach copirt zu haben scheint, auf's Entschiedenste behaupten muss.

Die nun vollständig mitgetheilten Thatsachen genügen, um auf vergleichend-anatomischem Wege den Nachweis zu liefern, dass der Mund der Turbellarien nicht dem Mund der Nemertinen und Anneliden entspricht, sondern auf ihrer Rückseite d. h. also, wie bei den Wirbelthieren, auf der Cardialseite liegt.

Nimmt man nemlich an, die Nemertinen seien keine Gliederwürmer, sondern ungegliederte Plattwürmer, so wäre der Mund der beiden Thiergruppen identisch und bei beiden auf derselben Seite, der Bauchseite, gelegen. Weiter ginge indessen die Vergleichbarkeit nicht. Bei den Nemertinen umgäbe der Schlundring statt des Schlundes den Rüssel (Taf. XV, Fig. 8), bei den Turbellarien den Kopfdarm, bei jenen stände dieser Schlundring immer nach oben, hier bei den Strudelwürmern immer nach unten gerichtet. Dreht man dagegen das Microstomum (Taf. XV, Fig. 8—10) oder die Nemertinen um, so ist die Uebereinstimmung zwischen jener Turbellarie und der abweichendsten Nemertine, der schmarotzenden Malacobdella, vollständig. Die horizontale Comissur, welche die beiden seitlichen Ganglien verbindet, und die aus den Sinnesplatten (bei Microstomum) entsteht, läge immer dorsal über dem (Taf. XV, Fig. 8—10 gelben) Kopfdarm oder Rüssel, und unter dem alten Darm der Larve oder der Zooidkette; der

[1]) Schneider, Plathelminthen, p. 32, T. III, Fig. 1 n.

[2]) Moseley, On a Young Specimen of Pelagonemertes Rollestoni. A. M. N. H. 4. Ser. 1875, Nr. 96 (December).

(schwarz gezeichnete) Schlundring träte immer nach unten, bald rückwärts, bald vorwärts gerichtet, und er umgäbe in allen Fällen den Theil, welcher im Embryo, der Knospe oder der frei lebenden Trochosphaera (Pilidium) neu entsteht. Wir wissen, dass bei dem Pilidium der Larvenmund übergeht in den bleibenden Mund der Nemertine (Metschnikoff, Bütschli), dass dagegen der Rüssel und seine vordere Mündung gebildet werden durch die Verschmelzung eines Theils der beiden vorderen Saugnäpfe; wir wissen ferner, dass bei den aus einem Pilidium sich entwickelnden Nemertinen die Ganglien und der Nervenring gleichzeitig aus derselben symmetrischen Anlage hervorgehen, grade so, wie auch bei Microstomum die in der Kopfzone neu auftretenden Theile durch Verschmelzung zweier seitlicher Neuanlagen entstehen. Ein Unterschied bleibt allerdings bestehen: die Verbindung des neuen Kopfdarms mit dem alten Rumpfdarm bei Microstomum [1]) und die Trennung des Rüssels vom Darm bei Nemertes.

Dieser Gegensatz aber giebt uns grade die gewünschte Aufklärung an die Hand; denn er zeigt uns, dass innerhalb zweier Gruppen, welche von den meisten Zoologen als ganz nahe verwandt angesehen werden, — obgleich ich selbst sie von einander trennen möchte —, die gleiche Anlage zur Ausbildung sehr verschiedener Theile führen kann. Bei der normalen Nemertine sind (Taf. XV, Fig. 8) der alte Larvendarm und -Mund nicht mit der aus den zwei Kopfsaugnäpfen hervorgehenden Neuanlage verbunden; diese wird zum selbständigen Rüssel und bildet sich ihre eigene Mündung aus, die meistens an der Vorderspitze des Thieres liegt. Bei Malacobdella (Taf. XV, Fig. 9) hat sich die letztere mit der alten Mundöffnung vereinigt, der Rüssel erscheint nun (auch bei den Polien) als Anhängsel des Schlundes; die Lage des Gehirnganglions und des Nervenringes zeigt, dass diese Vereinigung zu Stande gekommen ist, indem das Gehirn sich weit nach hinten zurücklegte und die Hautbrücke, welche in den echten Nemertinen beide Oeffnungen von einander trennt, gänzlich verschwand oder zurückzog. Zwischen diesen beiden, wie gesagt, beobachteten — und nicht etwa hypo-

[1]) Von grösster Wichtigkeit würde sicherlich die Kenntniss der Entwickelung der Prostomeen sein. Bei diesen Rhabdocoelen findet sich, wie bei Nemertinen, ein selbständiger Rüssel, von dem wir indessen weder die Entstehung kennen, noch die Verbindungsweise mit dem Nervensystem. Entspricht derselbe wirklich dem Nemertinenrüssel oder dem Schlundkopf von Microstomum, so muss er auch vom Nervenring umgeben sein; dann aber würde der wirkliche Mund von Prostomum nicht dem Mund der Microstomeen (und der übrigen Turbellarien), sondern dem Nemertinenmund homolog sein. Nach Graff (Zur Anatomie der Rhabdocoelen. Dissertation 1873) soll allerdings bei den Prostomeen kein Nervenring vorhanden sein; auch bei Schulze und Schmidt sehe ich mich vergeblich nach der Beschreibung eines solchen um.

thetisch als nothwendig construirten — Fällen finden sich thatsächlich alle Uebergänge.

Denkt man sich nun aber die Oeffnung des Rüssels, statt auf die Seite des alten Mundes, auf die entgegengesetzte gerückt, so würde sie genau so zu liegen kommen, wie die Mundöffnung bei Microstomum und Stenostomum (Taf. XV, Fig. 10) liegt; wie der Rüssel der Nemertine aus dem durch die zwei Saugnäpfe gebildeten Kopfkeimstreifen durch Verschmelzung in der Mittellinie entsteht, so bildet sich der Schlundkopf von Microstomum aus einer symmetrischen Neuanlage; und wie sich bei Nemertes aus dem Kopfkeimstreifen ein Nervenring um den Rüssel bildet, so entsteht ein solcher auch bei Microstomum aus der homologen Neuanlage und um den entsprechenden Kopfdarm herum. Der einzige Unterschied ist, dass bei den Turbellarien sich der aus dem Kopfkeimstreifen hervorgehende neue Kopfdarm wirklich zu einem solchen ausbildet, indem er mit dem schon früher vorhandenen eigentlichen Darm verschmilzt, während er bei den Nemertinen als Rüssel von dem alten Darm gesondert bleibt. Dies hängt nun offenbar damit zusammen, dass bei der Nemertine der alte Pilidiummund bestehen bleibt und in den der Nemertine übergeht, während die Stelle des Kopfdarmblindsacks, wo unter Umständen bei Microstomum eine dem Pilidiummund vergleichbare Oeffnung (Taf. XV, Fig. 10 m) bestehen bleiben könnte, sich schliesst. Dem Munde der Turbellarien entspräche hiernach also nicht der aus dem Larvenmund hervorgegangene eigentliche Mund der Nemertinen, sondern die Oeffnung ihres Rüsselschlauches; als wesentlichste Argumente für diese Identificirung betrachte ich einmal die gleichartige Entstehungsweise des Rüssels und des Schlundkopfes aus den symmetrischen Hälften des im Embryo oder in der Larve gebildeten Kopfkeimstreifens und zweitens die dann mögliche Identificirung des Schlundganglions und des Nervenringes in beiden Thiergruppen.

Der Argumentation in etwas vorgreifend, werde ich von nun an die Rüsselöffnung der Nemertinen und die Mundöffnung der Turbellarien, welche einander homolog sind, als V e r t e b r a t e n m u n d, die eigentliche Mundöffnung der Nemertinen dagegen und das vordere Ende des Kopfblindsackes bei Microstomum, — welcher nichts anderes ist, als ein Rest des alten Rumpfdarms, also eigentliches Entoderm —, als A n n e l i d e n m u n d bezeichnen. Bei den Nemertinen allein bestehen beide Oeffnungen neben einander — soweit wir wissen! —; mitunter (Polia, Malacobdella) verschmelzen sie und es geräth dann der Vertebratenmund (Taf. XV, Fig. 9) auf die Neuralseite. Bei Microstomum dagegen und vielleicht allen Turbellarien verbindet sich der Vertebratenmund durch den aus den zwei Kopfkeimstreifhälften entstandenen Schlund mit dem Rumpfdarm, und der am Vorderende

des Kopfdarmblindsackes (Taf. XV, Fig 10 m) liegende Annelidenmund schliesst sich.

Die Richtigkeit der hier gewählten Bezeichnung und der von der bisherigen Anschauung sehr abweichenden Ansicht über die Homologieen des Kopfdarms bei Nemertinen und Turbellarien ist nun endlich noch durch eine scharfe Vergleichung mit den Verhältnissen bei Anneliden und Wirbelthieren zu prüfen.

Orientirt man den Längsdurchschnitt durch eine Clepsine bi-oculata (Taf. XV, Fig. 11) und eine Nais (Taf. XV, Fig. 12) so, dass ihre Neuralseite, wie bei den Wirbelthieren, nach oben zu liegen kommt, so ist ohne Weiteres die Uebereinstimmung mit den vorhin besprochenen Abbildungen ersichtlich. Die aus den zwei Hälften des Kopfkeimstreifens hervorgehende Anlage des Schlundkopfes — der Kiementheil des Kopfdarms — von Nais (gelb in Fig. 12) liegt unter dem eigentlichen Darm, welcher vorn sich nur im Annelidenmund öffnet; es wird der Schlundkopf umfasst von dem Nervenring des vagus, welcher gerade so liegt, wie der sogenannte Schlundring von Nemertes oder von Microstomum (Taf. XV, Fig. 8, 10); jener entsteht, wie dieser, aus dem Kopfkeimstreifen. Der einzige Unterschied besteht in dem Ausfall des eigentlichen Vertebratenmundes und in der Vereinigung der beiden Seitennerven in der neuralen Mittellinie. Durch diese letztere aber wird, wie das thatsächlich bei den Embryonen z. B. der Blutegel der Fall ist, ein zweiter echter Schlundring gebildet, welcher den eigentlichen Darm umspannt. Denkt man sich die Entwickelung des Nervensystems eines Blutegels beendet im Stadium der ursprünglichen Trennung der beiden Keimstreifenhälften (Taf. XV, Schema Fig. 21, Fig. 6), so würden zwei seitliche Nerven am Körper entlang laufen, die sich genau, wie bei Nemertinen, auf der Cardialseite zu dem sogenannten dorsalen Schlundganglion vereinigten. Ausgefallen ist also bei Nais, — und wohl überhaupt bei allen Oligochaeten —, der Vertebratenmund, während sich der Kiementheil des Kopfdarms mit dem Darmtheil zum eigentlichen Schlundkopf vereinigt hat. Auch der Längsdurchschnitt einer Clepsine bi-oculata (Taf. XV, Fig. 11) zeigt die gleiche Lagerung der Theile, — wenn man annimmt, dass im Rüsseltheil nicht blos der alte Schlund der Trachosphaerenlarve, sondern auch die Kiemenneubildung vorhanden sei —; aber ausserdem an der cardialen Seite eine unpaare Einsenkung, welche spät entsteht, in sich die bekannte Hornplatte dieser Art erzeugt und so tief greift, dass sie vom Schlund selbst nur durch die hier stark verdünnte Muskelhaut (Taf. XV, Fig. 13 h) getrennt ist. Nimmt man an, diese letztere würde durchbrechen und es träte nun die Höhlung des Kopfdarms mit der des Hornplattensackes in Verbindung, so würde ein Verhältniss hergestellt worden sein, welches

sich von dem bei Microstomum (Taf. XV, Fig. 10) thatsächlich vorhandenen nur dadurch unterschiede, dass Vertebratenmund (m^1) und Annelidenmund (m) neben einander existirten und die beiden Seitennerven sich zur Ganglienkette auf der Neuralseite vereinigt hätten.

Durch diese Homologisirung aber werden eine ganze Reihe von Schwierigkeiten hinweggeräumt, die bestehen blieben, wenn man in allen Fällen die Mundseite als identisch annehmen wollte. Es kommen so die einzelnen Theile des Nervensystems, — Hauptnervenstämme, Gehirnganglien, Darmschlundring und Kiemenschlundring (vagus) —, in die gleichen Lagerungsbeziehungen zum Kopfdarm, bei den gegliederten, wie bei den ungegliederten Würmern; es zeigt der Kiementheil des Kopfdarms allemal die gleiche Entstehung aus den zwei Hälften des Kopfkeimstreifens, mag er nun als solcher, wie bei den Oligochaeten und Turbellarien, den drüsigen Schlundkopf bilden, oder wie wahrscheinlich bei den Blutegeln nur den Drüsenbelag des Schlundes, oder endlich sich, wie bei den Nemertinen, in den selbständigen Rüssel umwandeln; es umgiebt endlich das Geflecht [1]) des Kiemenschlundnerven in Form eines zweiten Schlundringes (schwarz in den Figuren) die morphologisch einander entsprechenden Kiementheile des Kopfdarms. Durch diese, wie man sieht, sehr weitgehende Uebereinstimmung zwischen den gegliederten und ungegliederten Würmern liessen sich aber auch die einfachsten Planarien mit den Wirbelthieren in Verbindung setzen; denn wir haben gesehen, dass die Entwickelung des Kopfdarms der letzteren, ihres vagus und ihres centralen Nervensystems dem Typus nach vollständig übereinstimmt mit dem der Anneliden, wenn man sich nur zu der Anstrengung aufraffen will, anzunehmen, dass physiologischer Bauch und Rücken einander bei den verschiedenen Classen oder Kreisen so wenig morphologisch zu entsprechen brauchen, als sie dies selbst in einzelnen Ordnungen oder Familien thun.

Es ist aber auch durch die nun festgestellte Homologie zwischen Wirbelthieren, Anneliden, Nemertinen und Turbellarien der Nachweis geliefert, dass die Dohrn'sche Hypothese von der Entstehung des Vertebratenmundes durch die Verschmelzung zweier Kiemenspalten der Anneliden-ähnlichen Stammväter der Wirbelthiere vollständig überflüssig war, wie sie auch nicht aus Beobachtungen heraus gefolgert, sondern nur erdacht zu sein scheint. Sie ist überflüssig, weil bei Nemertinen und den Planarien zweierlei mor-

[1]) Der bei den Nemertinen — wie es scheint! — einfache Kiemenschlundring (vagus) ist bei den echten Anneliden oft ein wirkliches Geflecht, in welchem aber doch immer die beiden seitlichen Hauptstämme leicht zu erkennen sind (s. Ehlers, Borstenwürmer, T. XX, Fig. 9 von Nereis und Perrier in Lacazes' Archives; Taf. 3, 1874; Taf. XVII, Fig. 44 u. 47 von Urochaeta.

phologisch verschiedene Oeffnungen gleichzeitig vorkommen, von denen die eine dem Annelidenmund, die andere dem Vertebratenmund morphologisch entspricht; sie ist falsch und schlägt allen Thatsachen ins Gesicht, weil ausnahmslos die Mundöffnung, — mag sie nun ein Anneliden- oder ein Wirbelthiermund sein —, in Form einer unpaaren Einsenkung auftritt, die sich bei allen hier besprochenen bilateralen Thieren mit dem aus zwei Hälften des Kopfkeimstreifens gebildeten Kiementheil des Kopfdarms verbindet. Sie ist überflüssig; denn wir können uns nun aus den Beobachtungsthatsachen heraus einen (hypothetischen) Entwickelungsgang der gegliederten Thiere construiren, welcher nicht, — wie der Dohrn'sche Versuch —, die jetzt lebenden Anneliden zum Ausgangspunkt der Wirbelthiere zu machen braucht, sondern diese und die Anneliden zugleich an Formen anknüpft, welche, wie die Microstomumketten, gewissermassen die Fähigkeit zur Hervorbringung beider Gruppen in sich vereinigten.

Nimmt man nämlich an, — und dies ist eigentlich die allein nothwendige und durchaus wahrscheinliche Hypothese —, dass die unsegmentirten Vorfahren der Anneliden und Wirbelthiere die Fähigkeit der Knospung, wie Microstomum etc., besessen hätten, so ist die Erklärung der Entstehung der typischen Anneliden und der Vertebraten leicht. Eine jede Planarien-trochosphaera hat schon die beiden Abtheilungen Kopf und Rumpf; jede durch Knospung in einer Kette entstehende erhält gleichfalls beide Abschnitte. Da ihr Mund dem Vertebratenmund entspricht, so braucht nur im Embryo der Schluss der beiden Nervenhälften in der neuralen Mittellinie frühzeitig genug zu erfolgen, um ein Wirbelthiernervensystem hervorzubringen; alles Uebrige ist von geringerer Wichtigkeit. Bei den Wirbelthieren braucht man also auch gar nicht nach einem Rudiment eines Annelidenmundes zu suchen; denn ihr Mund existirte schon früher bei den Turbellarien; es lässt sich im Gegentheil annehmen, dass der Annelidenmund eine spätere Acquisition der Anneliden und Arthropoden sei und dass man daher umgekehrt bei diesen nach Rudimenten des Vertebratenmundes zu suchen haben wird.

Ich habe nämlich gezeigt, dass der alte Darm bei Nais sich mit einer Neueinsenkung zum Annelidenmund verbindet. Nimmt man nun an, dass bei den knospenden Turbellarien, welche hypothetischer Weise als Stammväter der Anneliden zu betrachten wären, der Wirbelthiermund in seiner Ausbildung zu spät gekommen wäre, um die Herstellung eines Annelidenmundes, — durch Abreissen der Zooide von ihren Vorderthieren —, unmöglich zu machen, so wäre auch der letztere und gleichzeitig das Wegfallen des Vertebratenmundes bei den Anneliden erklärt. Die physiologisch, d. h. mechanisch wirkenden Ursachen könnten natürlich sehr mannichfaltiger Art sein. Die hierdurch bedingte Unterdrückung des schon bei den Tur-

bellarien vorhandenen Wirbelthiermundes könnte aber nicht urplötzlich vor sich gegangen sein; der letztere würde Spuren seines früheren Vorhandenseins haben hinterlassen müssen.

Nun ist es allerdings Thatsache, dass man bisher von Spuren desselben bei gegliederten Wirbellosen nichts weiss; bei den Anneliden ist es eigentlich nur der Hornplattensack von Clepsine, welcher sich in dieser Richtung einstweilen verwerthen lässt (s. pag. 335 und Taf. XV, Fig. 13 h). Wenn man indessen bedenkt, dass von den zahllosen Anneliden eigentlich kaum drei gut auf ihre Entwickelungsgeschichte untersucht sind, und wenn man erwägt, dass in allen Untersuchungen über die Ontogenie der Clepsine bi-oculata (Grube, Rathke, Robin), kein Wort von diesem Hornplattensäckchen steht, ja nicht einmal die Entstehungsweise des Mundsaugnapfes genau beschrieben ist: so wird man natürlich sich vorsichtig jedes entschiedenen Ausspruches in dieser Richtung enthalten müssen. Man wird um so geneigter sein zur Suspension seines Urtheils in dieser Beziehung, wenn man findet, dass es bei Arthropoden eine Reihe von Embryonalorganen giebt (kugelförmiges Organ der Amphipoden und verwandte Gebilde, der „cumulus primitif des araignées“ von Claparède etc.), welche vielleicht sich mit dem Hornplattensack von Clepsine bi-oculata vergleichen liessen — denn die Lagerung im Thier stimmt bei ihnen vollständig. Liesse sich nun durch speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen zeigen, dass in der That die hier kurz bezeichneten Organe als Ueberbleibsel des schon bei den Turbellarien vorhandenen Vertebratenmundes und -kopfdarms mit Recht anzusehen seien, so würde damit die einzig logische Forderung der hier aufgestellten Hypothese erfüllt sein: dass der Vertebratenmund früher gebildet sei, als der Annelidenmund. Damit wäre natürlich die Annelidentheorie der Wirbelthiere nicht im mindesten aufgegeben; nur hätte man sie nicht so grob äusserlich aufzufassen, wie das durch Dohrn geschieht. Man würde als gemeinsame Stammväter aller drei Gliederthierclassen nicht die eine jetzt existirende derselben, sondern gegliederte Wurmformen anzusehen haben, welche sich durch den Mangel eines eigentlichen Darmschlundringes und die fehlende Vereinigung der zwei Nervensystemhälften auf der Neuralseite an die Turbellarien, durch die entschiedene Segmentirung an die gegliederten Thiere (Nemertinen, Anneliden etc.) anschliessen und durch die thatsächlich vorhandene Möglichkeit der Ausbildung eines Wirbelthiermundes (und Gehirns) oder eines Annelidenmundes (und Darmschlundringes) zwischen Wirbelthiere einerseits und Anneliden und Arthropoden andrerseits stellten. Als die gemeinsame Grundform aller dieser Thierclassen, — der segmentirten, wie der unsegmentirten bilateralen —, wäre die hoch organisirte Trochosphaera aufzufassen, welche erst in den höher entwickelten Thier-



classen, namentlich der gegliederten Reihe, mehr und mehr ihre Selbständigkeit und ihre einzelnen Organe eingebüsst hätte und so allmälig in das Stadium einer einfachen embryonalen Keimblase oder der Atremasphaera herabgesunken wäre, wie solche allen Wirbelthieren ohne Ausnahme zukommt.

§. 25. Schlusswort.

Der Gang der nun beendeten Untersuchung war folgender. Von dem Geoffroy-Ampère'schen Gedanken ausgehend, dass die Wirbelthiere im Grunde nur auf dem Rücken laufende Gliederthiere seien, und dem neuen, von mir zuerst geäusserten, dass die höher stehenden Arthropoden und Vertebraten gleichmässig würden auf Anneliden - ähnliche Thiere zurückgeführt werden können, trat zunächst als wichtigste Aufgabe die entgegen, durch die Untersuchung der Entstehung des Nervensystems der Anneliden und vor Allem ihres sogenannten Gehirns den Nachweis zu liefern, dass der bisher von den Autoritäten geübte Vergleich zwischen dem Nervensystem der Wirbelthiere und Ringelwürmer falsch sein müsse.

Es gelang aufs Vollständigste, diesen Nachweis zu führen und zu zeigen, dass im Allgemeinen das Bauchmark und obere Schlundganglion in der That, wie von Geoffroy angenommen und von Leydig sehr wahrscheinlich gemacht, dem Gehirn und Rückenmark entspreche. Aber es war zugleich möglich, zu zeigen, dass mit dem eigentlichen centralen Nervensystem auch noch Spinalganglien verbunden seien, dass die seitlich vom Bauchmark abtretenden Nerven in der That echte Spinalnerven wären und dass endlich das Kopfmark sich einmal durch die allen Anneliden zukommende Kopfbeuge und zweitens durch das Hinzutreten der zwei dem Kopfkeimstreifen angehörenden Sinnesplatten auszeichneten. Der vollständige Mangel einer unpaaren dorsalen Medullarplatte und das Vorhandensein einer Seitenlinie und eines echten Kiemenschlundnerven verstärkten das so gewonnene Resultat: dass in allen wesentlichen Theilen das Nervensystem der Anneliden mit dem der Wirbelthiere identisch sei.

Auch alle anderen gleichzeitig gewonnenen Ergebnisse konnten nur dazu dienen, das durch das Nervensystem gelieferte Ergebniss zu stützen. Das Vorhandensein eines Axenzellstranges (der Wurmchorda), die Entstehung des Herzens, Lage der Hauptgefässe, Blutstromrichtung in ihnen und ihre Verbindung mit den am Kopfe angebrachten äusseren Kiemen, Enstehungsort der Segmentalorgane (und oft auch der Keimdrüsen) an der Neuralseite neben dem Bauchmark, Seitenlinie und ihre Beziehung zum Seitennerven der Wirbelthiere stimmten vollständig mit den von Wirbelthieren bekannten Verhältnissen. Weit wichtiger aber, als alles dies war der Nachweis, dass

auch bei Anneliden der bigeminale Entwicklungstypus obwalte; dass der bei Wirbelthieren und Arthropoden in der Entstehungsweise verwischte, in seiner an den einzelnen Organen durchgeführten Ausbildungsweise scharf erkennbare Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf bei Anneliden in grösster Einfachheit und Klarheit zu finden sei; dass ferner bei allen streng gegliederten Thieren die doppelte Form der Gliederung vorkomme, die ich als Segmentation und Strobilation einander gegenübergestellt habe; und dass endlich die Ausbildung des Keimstreifens, welche dem Gesetz der Strobilation (von hinten nach vorn) gleichmässig unterliegt, in einer ruhenden (Atremasphaera) oder in einer beweglichen und sich selbst ernährenden Keimblase (der Trochosphaera) erfolge. Betont wurde endlich als wichtig für die durch die vorliegende Untersuchung gewonnene Auffassung die Thatsache, dass nur bei den Anneliden die grösste Gleichartigkeit der primären Anlage und die gleichmässigste Umbildung des Typus zu finden sei, während umgekehrt die Ausbildung der Arthropoden und Vertebraten an die Bevorzugung einzelner Glieder oder Entwicklungsrichtungen geknüpft zu sein scheine; dass, mit einem Worte, die Anneliden die embryonale Gruppe unter den gegliederten Thieren repräsentirten, in welcher alle die Eigenthümlichkeiten gleichmässig neben einander und höchst variabel vorkämen, welche bei den zwei höher stehenden Gruppen mehr und mehr specialisirt würden.

Dabei war es ferner leicht, zu zeigen, dass die Ascidien und selbst nicht einmal der Amphioxus den Wirbelthieren so nahe stünden, wie die Anneliden; denn es gelang der Nachweis, dass diejenigen Theile, (Chorda, Nervensystem und Kiemenkorb), auf deren behauptete Uebereinstimmung die Verwandtschaft zwischen dem Amphioxus und dem Wirbelthier gegründet wird, entweder in beiden Thiergruppen gar nicht so übereinstimmend seien, wie man angiebt, oder dass sie in einer der Anlage nach identischen Weise auch bei den gegliederten Würmern vorkämen; während andrerseits die bestehenden Divergenzen zwischen ihnen überwiegend zahlreich und gross, und in keiner Weise zu erklären oder überhaupt von den, vor dem ehrwürdigen Amphioxus in den Staub fallenden Verfechtern der Ascidiennatur der Wirbelthiere zu erklären versucht worden sind.

Die hauptsächlich und zunächst an den Knospen der Oligochaeten untersuchten Vorgänge konnten endlich in ihren wesentlichsten Eigenthümlichkeiten theils durch schon vorliegende Beobachtungen, theils durch eigene Untersuchungen der Entwicklung von Hirudineen auch für die Ontogenie bestätigt werden, obgleich meiner Ueberzeugung nach jene ersten einer solchen Bestätigung nicht bedürfen, um erst wissenschaftliche Bedeutung zu erlangen. Immerhin war es erwünscht, einzelne Punkte, so namentlich die

Entstehung des Kopf- und Rumpf-Keimstreifens aus zwei getrennten Hälften, die Strobilation und Segmentation und den bigeminalen Typus, wie er durch die Entstehung der beiden animalen Muskelrohre bezeichnet wird, auch in der embryonalen Entwicklung nachweisen zu können und damit die durch die Knospenentwicklung festgestellten Homologien zwischen Wirbelthieren und Anneliden auch denen gegenüber sicher zu stellen, welche meinen, embryonale und Knospenentwicklung der Zooide könnten desswegen bei den Anneliden nicht typisch übereinstimmen, weil sie dies nach ihrer Meinung in andern Thiergruppen, z. B. den Ascidien, nicht thäten.

Es führte nun aber auch der gelungene Versuch zur Aufstellung specieller Homologien zwischen Wirbelthieren und Anneliden zu dem Nachweis, dass die trochosphaere Larve eines Anneliden nach der Art ihrer Theilung in zwei Abschnitte — Kopf und Rumpf — und die hieran sich anschliessende Entstehungsweise des Keimstreifens als der Ausgangspunkt der durch die gegliederten Thiere bezeichneten mehrfach divergirenden Entwicklungsreihe anzusehen sei; und zweitens, dass durch diese auch die Verbindung mit den ungegliederten, aber symmetrischen Plattwürmern, d. h. zunächst nur den Turbellarien hergestellt werde. Allerdings war in dieser letzteren Beziehung die Beweisführung noch eine etwas unsichere; insofern nemlich bisher der strenge Nachweis, dass, (in der Knospe oder im Embryo), der ungegliedert bleibende Keimstreif eines Microstomum auch denselben Typus der Organentwicklung zeige, wie er den gegliederten Thieren zukommt, nicht vollständig zu liefern war. Durch einzelne Angaben über die im Kopfe neugebildeten Theile und vor Allem durch eine vergleichend anatomische Untersuchung der Kopftheile ausgebildeter Anneliden, Nemertinen und Turbellarien gelang es jedoch, zum Mindesten sehr wahrscheinlich zu machen, dass auch die ungegliederten Platyelmia dem Typus ihrer Organbildung nach nicht wesentlich verschieden sein könnten von den Anneliden und den Vertebraten. Ja, es war dabei, — indem man die Entstehungsweise des Schlundkopfes oder Rüssels aus den zwei Keimstreifhälften des Kopfes und das damit verbundene Auftreten eines Vagus-Nervenrings benutzte —, möglich, zu zeigen, dass der Mund der Turbellarien (abgesehen von Prostomum) nicht eigentlich dem Mund der Anneliden und Nemertinen, sondern nur der Rüsselöffnung der letzteren entspreche. Und da bei derjenigen Lagerung des Kopfes, welche allein (s. Taf. XV, Fig. 8—13) eine Vergleichbarkeit des vom Kiemenschlundnerv gebildeten Ringes, des Kiementheils des Kopfdarms und der Darmtheile, sowie des Nervensystems zwischen den gegliederten und ungegliederten Würmern ermöglicht, der Mund der Turbellarien und die Rüsselöffnung der Nemertinen so liegen, wie der Mund der Wirbelthiere, so konnte diese streng und ausschliesslich auf der Car-

dialseite liegende Oeffnung der Strudelwürmer und Nemertinen überhaupt als Wirbelthiermund, dagegen die auf der Neuralseite angebrachte eigentliche Mundöffnung der Nemertinen als Annelidenmund bezeichnet werden.

Die Trochosphaera mit ihrem Gegensatz von Kopf und Rumpf, von Neural- und Cardialseite kann somit auch mit grosser Wahrscheinlichkeit als Ausgangspunkt der seitlich symmetrischen ungegliederten Plattwürmer angesehen werden, wie sie wohl sicherlich auch diejenige der gegliederten Thiere gewesen sein wird. Während aber bei den Platyelmia die Trochosphaera sich niemals segmentirt, sondern immer nur bei ungeschlechtlicher Vermehrung dem Gesetze der Strobilation folgt, tritt schon bei den Nemertinen eine Segmentirung des Rumpfes (und des Kopfes?) auf; die Segmentirung wird in Verbindung mit dem, in den einzelnen Organen immer schärfer hervortretenden Gegensatz von Kopf und Rumpf typisch bestimmend bei den Anneliden zunächst und dann auch bei den Arthropoden und Vertebraten.

Mit diesem so gewonnenen — allerdings für die Turbellarien noch etwas hypothetischen Resultate, da wir über die Entwicklungsweise ihrer Muskulatur gar nichts, über die ihres Kopfes nur wenig wissen —, ist denn aber endlich auch der Nachweis geliefert, — und, wie ich hoffe, endgültig —, dass der von Cuvier so sehr verlachte Glaubenssatz Geoffroy St. Hilaire's von der „unité de composition organique" in der That vollständig richtig war, und dass, wie wir uns heute auszudrücken lieben, ein Gegensatz im Typus weder zwischen Wirbelthieren, Arthropoden und Anneliden, noch zwischen diesen und den Platyelmia nachzuweisen sei. Allen ohne Ausnahme kommt der Gegensatz von Kopf und Rumpf zu; beiden Abschnitten gehören identisch entstehende Organe an; der bigeminale Entwicklungstypus endlich wird, wie er zweifellos bei den Anneliden (Arthropoden) und Vertebraten vorkommt, auch gewiss noch bei den Platyelmia nachgewiesen werden können. Man möchte sich nun vielleicht versucht fühlen, wegen dieser Identität des Typus alle Thiergruppen zusammen zu werfen, — wie ich denn in der That die in den Handbüchern isolirt aufgeführten Kreise nur als Classen zu bezeichnen pflege —; die innerhalb der so gebildeten grossen Gruppe der seitlich symmetrischen Thiere auftretenden Verschiedenheiten wären doch immer wieder im System [1]) auszudrücken, und man müsste den

---

[1]) Die durch die vorliegende Arbeit nothwendig gewordene Umänderung des früher gegebenen Stammbaums (Stammverwandtschaft etc.) kann Jeder, der sich für solche graphische Darstellungen interessirt, vornehmen; die Gründe, die mich früher zur Aufstellung eines solchen nöthigten, sind jetzt hinfällig geworden. Meine damals angedeuteten allgemeinen Ansichten über das Verhältniss der gegliederten zu den

verschiedenen, durch die einfache und die mit einem sich segmentirenden Keimstreifen versehene Trochosphaera bezeichneten Thiergruppen besondere Plätze anweisen. Mit dem Nachweis der Identität im Typus aller symmetrischen Thiere hörten die Unterschiede, wie sie durch die verschiedene Art und Möglichkeit in Durchführung desselben gegeben sind, nicht auf, und der Versuch, die gegliederten Anneliden mit den Cestoden etc., kurz, mit dem Haufen der sogenannten Würmer zusammenzuwerfen, müsste nach wie vor, nein schärfer noch als früher, zurückgewiesen und als ein ganz unlogischer bezeichnet werden. Der intuitiv gewonnene Satz von der „unité de composition organique" hat nun für eine grosse Reihe von Thieren seine aus den Beobachtungen heraus inducirte Bestätigung gewonnen. In wie weit aber die Thiere, welche ich nicht mit in den Kreis der jetzt beendigten Untersuchung gezogen habe, also die Radiaten, die Rotatoria, Mollusca, Nematoda etc. sich hier an die einfache Trochosphaera [1]) (Rotatoria), dort an die ungegliederte, aber mit Keimstreif versehene (Mollusca?) oder vielleicht gar an die typisch gegliederten Thiere sich anschliessen (Sipunculidea?): das zu untersuchen muss der kommenden Zeit überlassen bleiben. Ich meinerseits habe hier zum Schluss nur noch die Ueberzeugung auszusprechen, dass alle bilateral gebauten Thiere sich als mehr oder minder weitgehende Modificationen der durch die Trochosphaera, ohne und mit gegliedertem Keimstreif bezeichneten Entwicklungsphasen erweisen werden und die, wie ich längst angedeutet habe, wohl kaum aussichtslose Hoffnung, auch die radial gebauten Thiere auf den symmetrischen Typus der Trochosphaera zurückgeführt zu sehen.

---

ungegliederten (Urnieren) Thieren sind in keiner Weise durch die vorliegende Untersuchung verändert worden; nur die Stellung der einzelnen Classen wird jetzt klarer. So müssen z. B. nun zweifellos die Rotatorien zu den ungegliederten Würmern gestellt werden, vielleicht auch die Nematoden; das Verhältniss der Enterocoelen endlich zu den Schistocoelen scheint mir einstweilen noch zu unklar, um hier eine bestimmte Ansicht gestalten zu können.

[1]) Ich brauche wohl kaum noch besonders darauf hinzuweisen, dass die Trochosphaera mit der früher von mir (Stammverwandtschaft) als „ungegliedertes Urnierenthier" bezeichneten Urform der bilateralen Schistocoelen identisch ist.

Anhang.

Ich habe absichtlich eine ganz beträchtliche Reihe von Consequenzen und Fragen, die sich aus den Resultaten meiner Arbeit von selbst ergeben, übergangen oder nur leise angedeutet. Hier im Anhang will ich auf einige dieser Punkte etwas ausführlicher eingehen.

1) Durch die Vergleichung zwischen gegliederten und ungegliederten Thieren habe ich festgestellt, dass der Mund der Turbellarien dem Vertebratenmund, derjenige der Nemertinen dem Annelidenmund entspricht.

Eine Consequenz dieser Anschauung ist zunächst die Annahme, dass die eigentliche Strobilation, d. h. also die bei den Anneliden, Cestoden, Turbellarien und Coelenteraten eintretende fortwährende Einschiebung neuer und verschiedener Proglottiden nur eine übertriebene Ausbildung des durch den Gegensatz zwischen Rumpf und Kopf bezeichneten Entwicklungstypus der Trochosphaera ist. In einer einfachen Trochosphaera braucht nur durch die Keimstreifen eine Segmentation eingeleitet zu werden, um sofort den Typus eines Gliederthiers oder Wirbelthiers zu erzeugen. Eine weitere Consequenz ist die Nothwendigkeit des Vorhandenseins eines rudimentären Vertebratenmundes bei denjenigen Wirbellosen, bei welchen er durch den Annelidenmund ersetzt wurde. Ueberflüssig ist dagegen hiernach die Annahme, dass bei Wirbelthieren ein Annelidenmund existirt haben müsse; denn da dieser der secundäre, der Vertebratenmund aber der primäre ist, so wird man natürlich auch bei Wirbelthieren vergeblich nach Resten eines Annelidenmundes suchen. Damit stehen die Thatsachen in Einklang. Durch das bei den Ringelwürmern sehr frühe Auftreten des Annelidenmundes wurde die vollständige Ausbildung des vorher angelegten Vertebratenmundes überflüssig gemacht; Rudimente desselben sind bei Anneliden in der Hornplattentasche von Clepsine bi-oculata, und in den dorsalen Kopfdrüsen mancher Ringelwürmer zu sehen; bei den Arthropoden betrachte ich als Rudimente des Vertebratenmundes das kugelförmige Organ der Amphipoden, den „cumulus primitif" der Arachniden, das bisher so gänzlich unerklärliche Rückenrohr des Dytiscus (Kowalewsky, Würmer und Arthropoden, Taf. X, Fig. 37, 38, Taf. VIII, Fig. 15, 16), vielleicht selbst die flügelförmigen An-

hänge des Rückens von Asellus, den sogenannten Micropylapparat der Krebse, kurz alle die zahlreichen Bildungen, die meist in Form einer medianen Einsenkung auf dem Rücken des Embryos, und zwar am Ende des Kopfes auftreten, um bald wieder spurlos zu verschwinden. Es steht endlich mit meiner Hypothese die Thatsache in Einklang, dass man bei Wirbelthieren vergeblich nach Spuren eines Annelidenmundes sucht; die von Dohrn aufgestellte Meinung, die Rautengrube sei die letzte Spur eines solchen, wird gründlich durch die von Hensen —, und, wenn ich nicht irre, irgendwo auch schon von Leydig —, hervorgehobene Thatsache, dass die Rautengrube von Anfang an im Embryo geschlossen ist, widerlegt. Nimmt man an, es schlössen sich bei einer rhabdocoelen Planarie die beiden Seitennerven zum centralen Nervensystem in der Weise, wie dies bei manchen Anneliden und den Fischen die Keimstreifhälften wirklich thun, so würde ein überall in der Mittellinie vereinigtes Nervensystem mit deutlich ausgesprochener Kopfbeuge zu Stande kommen, da ja die Vereinigung der zwei Kopfkeimstreifen nicht durch einen schon vorhandenen Annelidenmund verhindert wird. Bei den Anneliden und Arthropoden dagegen muss durch denselben Process des Verschmelzens der zwei Keimstreifhälften in der neuralen Mittellinie ein Schlundring entstehen, da vor ihm und vor definitiver Ausbildung des angelegten Wirbelthiermundes der neue Annelidenmund schon angelegt war, und so im Kopfe die vollständige Vereinigung der zwei Kopfkeimstreifen verhinderte.

2) Da die Trochosphaera schon den Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf besitzt, so braucht in einer trochosphaeren Larve eines gegliederten Thieres eben nur die Segmentation jedes Abschnittes mit entsprechender Um- und Ausbildung der Keimblätter und ihrer Glieder einzutreten, um einen Anneliden, ein Wirbelthier oder einen Arthropoden zu bilden. Unter diesen dreien liefern uns die Anneliden diejenigen Charaktere und Entstehungsweisen der Organe, durch deren noch weiter gehende Umbildung die Wirbelthiere (und Arthropoden) erst verständlich werden. Das Verhältniss dieser drei Classen zu einander ist jetzt ziemlich klar. Anders aber steht es mit den übrigen Thieren, welche wie die Mollusken, Brachiopoden, Tunicaten, Räderthiere, Nematoden etc. etc. bald ganz entschieden ungegliedert sind in allen ihren Lebensstadien, bald Andeutungen einer ursprünglich vorhandenen Segmentation erkennen lassen. Da scheinen mir nun die Räderthiere sich aufs Engste an die Trochosphaera anzulehnen; man braucht der Trochosphaera aequatorialis nur die Geschlechtsorgane zu nehmen, um sofort ein Thier zu erhalten, welches in fast allen einzelnen Punkten mit den höchst entwickelten Trochosphaeren, — dem Pilidium und der Mitraria —,

übereinstimmte; dass bei diesen das Excretionsorgan fehlt, thut nichts zur Sache, da der Blutegelembryo dasselbe besitzt. Die Rotatorien scheinen mir hiernach blos geschlechtlich gewordene Trochosphaerenformen, d. h. ungegliederte Larvenformen der Gliederthiere zu sein. Die durch Kowalewsky so sorgfältig abgebildeten Brachiopodenlarven lassen scheinbar eine Segmentation erkennen; leider bin ich der russischen Sprache nicht mächtig, sodass ich nicht wissen kann, in wieweit sich Kowalewsky über diesen Punkt im Text äussert, und ob er sie wirklich für echt gegliederte Thiere ansieht oder nicht. Von Ausbildung eines gegliederten Keimstreifens finde ich in seinen Abbildungen nicht die geringste Spur. Ob die Mollusken direct auf die Trochosphaera zu beziehen, oder durch Vereinfachung der Entwicklung aus streng gegliederten Thieren herzuleiten sind, ist, wie man weiss, durch v. Ihering ein Gegenstand der Controverse geworden, seitdem er behauptet hat, nachweisen zu können, dass die Gruppe der zwittrigen Schnecken, — wie ich und andere längst schon gesagt haben —, von den unsegmentirten Planarien, die getrenntgeschlechtlichen aber von segmentirten Würmern herzuleiten seien. Ich muss bekennen, dass ich gespannt auf seine Beweisführung bin. Die Nematoden wiederum scheinen ziemlich sicher nur ungegliederte Formen zu enthalten, während mir die Ableitung der Ascidien von den gegliederten Enteropneusten oder Amphioxus wahrscheinlich dünkt. Nach diesen Andeutungen den früher gegebenen Stammbaum zu verändern, habe ich gar keine Lust, da ich weiss, dass einstweilen der veränderte ebenso hypothetisch sein würde, als der zuerst gegebene. Nur die Rotatorien möchte ich jetzt ganz entschieden in die Classe der ungegliederten Urnierenthiere stellen, d. h. also mit den Scolecida vereinigen. Die Andeutungen von Gliederung bei ihnen oder von borstenartigen Anhängen sind in der That keine solchen, da sie nicht durch einen Keimstreifen zu entstehen, sondern nur einfach geringelte Auswüchse der Haut zu sein scheinen, wie solche auch bei den trochosphaeren Larven der echten Anneliden auftreten.

3) In der trochosphaeren Blutegellarve kommen Canäle vor, welche zu drei oder zwei Paaren unter der feinen Muskelhaut angebracht sind, und frei in der primitiven Leibeshöhle flottiren. Bei Nephelis scheinen sie mir am Hinterende mit den grossen Zellen in Zusammenhang zu stehen; diese findet man regelmässig erfüllt von Concretionen, welche später verschwinden. Dadurch erhält die Leuckart'sche Ansicht, es seien die grossen Zellen am Hinterende der Clepsineembryonen als solche Urnieren anzusehen, eine nicht unbedeutende Stütze. Nun stehen diese der Zeit ihres Auftretens nach zu den eigentlichen Segmentalorganen der Blutegel, — welche genau

so entstehen, wie bei den Lambricinen —, in demselben Verhältniss, wie das Urnierengangpaar der Anamnia unter den Wirbelthieren zu der Urniere der letzteren. Der primäre Urnierengang ist bei diesen eines der frühesten Organe; er tritt schon vor der Ausbildung der Ursegmente auf und liegt ursprünglich dicht unter dem Ectoderm. Die späteren Segmentalorgane der Urnieren entstehen aus den Ursegmenten. Genau dasselbe Verhältniss findet sich beim Nephelisembryo; die eigentlichen Segmentalorgane bilden sich aus den Segmenten des Keimstreifens, das System der paarigen Urnierengänge gehört dem primitiven Trochosphaerenembryo an. Gewisse Unterschiede sind natürlich doch vorhanden. Bei Wirbelthieren vereinigen sich ausnahmslos die Segmentalorgane mit diesem, dem Atremasphaerastadium angehörenden Urnierengang; bei den Hirudineen thun sie dies nicht (soweit wir wissen!). Bei den Wirbelthieren verbinden sich die beiden Urnierengänge mit der Cloake, bei den Hirudineen wahrscheinlich nie, wohl aber bei den Rotatorien. Immerhin ist die Uebereinstimmung so gross, dass man wohl berechtigt ist, den Urnierengang der Wirbelthiere geradezu den Urnieren der trochosphaeren Larven der Anneliden gleichzustellen; die bleibenden, aus den Ursegmenten sich entwickelnden Segmentalorgane bleiben, wie immer, den Segmentalorganen der Wirbelthierurniere gleich. In dieser Beziehung wäre also die Müller'sche Bezeichnung des primären Urnierenganges als einer „Vorniere“ berechtigt. Zugleich wäre sie auf die einfachsten Excretionsorgane der ungegliederten Würmer (Turbellarien, Rotatorien etc.) zurückgeführt; damit stände in Einklang, dass sie überhaupt eines der frühesten Glieder der primitiven Keimblätter ist. Auch die Excretionsorgane der Nemertinen scheinen mir ganz und gar diesen primären Urnierengängen der Vertebraten zu entsprechen. Eigentliche Segmentalorgane aber treten erst mit den echten Anneliden auf.

4) Wenn die Homologie zwischen Wirbelthieren und Anneliden richtig sein soll, so muss man auch erwarten, die einzelnen Glieder der Ursegmente der Wirbelthiere auf die der Anneliden zurückführen zu können. Eine grosse Schwierigkeit boten bisher die Urwirbelhöhlen. Aehnliche abgesonderte Höhlen in den Ursegmenten kommen auch bei Gliederfüsslern vor. Wo sie aber bei Anneliden auftreten (Lumbricus, Clepsine und Nephelis nach eigenen Beobachtungen), stehen sie immer mit der primären Leibeshöhle in Verbindung; im Kopfe namentlich ist diese Vereinigung auch an dem im Profil liegenden unverletzten Embryo ohne Weiteres ersichtlich, denn man sieht bei den Contractionen desselben zellige Elemente aus den Höhlungen der Segmente in die Kopfleibeshöhle übertreten. Es liegt der auch oben ausgesprochene Gedanke nahe, bei den Wirbelthieren nach der

homologen Verbindung zwischen den Urwirbelhöhlen und der primitiven Leibeshöhle zu suchen. Durch Roman Kowalewsky, über dessen Arbeit Hoyer in dem soeben erschienenen dritten Jahresbericht von Schwalbe berichtet, ist eine solche Verbindung zwischen den Urwirbelhöhlen und der Pleuroperitonealspalte beim Hühnchen wirklich nachgewiesen [1]. Es konnte kaum ein für meine theoretische Auffassung erwünschteres Factum rascher durch Beobachtung festgestellt werden, als es hier geschah.

[1] Bericht v. Hoyer in Hoffmann-Schwalbe's Jahresbericht f. Anat. u. Physiol. 4. Bd., 1875, p. 449. „Die die Seitenplatten trennende seröse oder Pleuroperitonealspalte reicht ursprünglich bis in die Urwirbelanlagen selbst hinein.

Würzburg Ende Juli 1876.

Inhalts-Uebersicht.

Buchstabenerklärung.

a. After.
ao. Aorta (Bauchgefäss).
b. Borstenbüschel des Kopfes.
c. Herz (Rückengefäss) und Cardialseite.
cb. cardiale Borstenbüschel (Rückenborsten).
cg. centrales Ganglion des Bauchmarks.
ch. Chordazellenstrang.
cm. cardiale Muskelplatte.
com. Comissur des Schlundringes.
d. Darmtheil des Kopfdarms.
dg. dorsales Schlundganglion.
ect. Ectoderm.
ekn. Ectodermknospe bei Nais.
ent. Entoderm.
ep. Epidermis.
gl. Schlundkopfsdrüsenbelag.
h. Hornplattensack von Clepsine bi-oculata.
k. Kiementheil des Kopfdarms.
kg. Kiemengangwülste des Kopfdarms.
kgh. Kiemengänge, Kiemenganghöhlen.
ks. Keimstreif.
ksp. Kiemenspalten.
l. Seitenfeld.
lm. Seitenmuskel.
m. Mund und Mundhöhle der Anneliden und Arthropoden.
m'. Vertebratenmund.
mes. Mesoderm.
n. Nervensystem, Neuralseite.
nb. neurale Borstenbüschel (Bauchborsten).
nm. Neuralmuskelplatte.
ns. Nervenfaserstrang.
o. Auge und opticus.
rm. Ringmuskel der Haut.
sgm. Sagittalmuskel.
sl. Seitenlinie.
so. Segmentalorgane.
sp. Sinnesplatte.
spg. Spinalganglien.
sph. Sphincter des Schlundes.
t. Scheidewand zwischen Mundhöhle, Kiemengängen und Kopfdarmhöhle (Chaetogaster).
us. Ursegmente.
v. vagus.
w. neuraler Darmwulst (Nais).
k. die Leydig'schen Fasern des Bauchmarks.
z. Knospungs- oder Theilungszone bei Nais und Chaetogaster.

Alle Figuren sind mit der Camera gezeichnet.

Figurenerklärung.

Tafel V.

Fig. 1—5. Querschnitte durch das Hinterende v. N. barbata. Vergr. $^{330}/_{1}$. Cam.

Fig. 1. Beginn der Axenplattenbildung.

Fig. 2. Anlage der Axenplatte (mes.).

Fig. 3. Auftreten der primären Neuralfurche (n.) und Theilung der Axenplatte in Wurmchorda (ch.) und die zwei Mesodermplatten des Keimstreifens.

Fig. 4. Auftreten der Nervenstränge (ns.) innerhalb der neuralen Ectodermverdickung.

Fig. 5. Beginnende Absonderung des centralen Nervensystems vom Ectoderm und der medialen Parthien der Mesodermplatten; Auftreten der ersten Spur der seitlichen Muskelplatte (m.).

Fig. 6—12. Zu Fig. 7 gehörige Querschnitte von Nais proboscidea-Hinterende. Vergröss. $^{220}/_{1}$.

Fig. 6 und 8 schliessen sich genau an Fig. 5 an.

Fig. 7. Profilzeichnung des geschnittenen Exemplars. Vergröss. $^{72}/_{1}$. Cam.

Fig. 9, 10. Neue Muskelplatten legen sich auf der Neural- und Cardialseite an; jene drängen sich zwischen centrales Nervensystem und Epidermis; die Spinalganglien (spg.) sind schon fast mit dem centralen Nervensystem verbunden; das übrig gebliebene Mesoderm beginnt in einzelne Zellgruppen zu zerfallen (n. b. und c. b.).

Fig. 11 und 12. Die Sonderung des Keimstreifens ist vollständig geworden; in den Bildungszellgruppen der Borstenbüschel (n. b. und c. b.) sind schon Borsten sichtbar; die cardiale und neurale Muskelplatte, in Fig. 11 noch ungeschlossen, ist in Fig. 12 schon gänzlich in den beiden Mittellinien geschlossen.

Fig. 13. Hinterende einer N. barbata. Sagittalschnitt, den Zusammenhang des Bauchmarks (n. und n. s.) mit dem Ectoderm (ect.) illustrirend. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 14. Schnitt durch das Seitenfeld einer erwachsenen Nais, um die Unterbrechung der beiden Seitenmuskel (n. l. m. und c. l. m.) durch die Seitenlinienzellgruppe (sl.) zu zeigen. Vergr. $^{330}/_{1}$.

Fig. 15. Schnitt durch das Bauchfeld einer erwachsenen Nais, um die drei Abtheilungen der Ganglien des Bauchmarks, die zwei Leydig'schen Fasern (x.), die Chordazellen (ch.) und die alten Muskel (nm. ^{a} — nm. ^{c}) zu zeigen,

welche durch die Entstehung des Nervensystems nach innen und oben geschoben werden. Vergr. $^{300}/_{1}$.

Tafel VI.

Fig. 1—4. Junge Knospungszone von N. proboscidea zu dem Profilbilde Fig. 7 gehörig. Vergr. $^{220}/_{1}$. Eine neurale Ectodermverdickung hat sich noch nicht gebildet, der Keimstreif liegt noch fast ganz auf der neuralen Hälfte. Buchstabenbezeichnung wie immer.

Fig. 5, 6, 9 u. 10. Eine etwas ältere Knospungszone, von deren Rumpftheil (Fig. 8 z.) allein Schnitte abgebildet wurden. In den drei ersten Schnitten (von hinten nach vorn zu) sieht man die Ectodermverdickung auf der Neuralseite, ihre Theilung in zwei symmetrische Hälften, die beiden noch im Ectoderm liegenden Nervenstränge (ns.') und die alte, durch die Ectodermknospe emporgehobene neurale Muskulatur (n. m.). Vergr. $^{133}/_{1}$.

Fig. 7. Profilzeichnung des nachher geschnittenen Individuums, von dem Fig. 1—4 entnommen sind. Vergröss. etwa 50-fach. Camera.

Fig. 8. Profilzeichnung des Mitteltheils derselben Colonie, von welcher Fig. 7 stammt; hierzu die Durchschnittsbilder Fig. 5, 6, 9 und 10. Vergr. etwa 45-fach. Camera.

Tafel VII.

Fig. 1—6. Querschnitte einer alten Rumpfzone von N. proboscidea, zu Fig. 8 gehörig. Vergr. $^{133}/_{1}$. Buchstabenbezeichnung wie immer; genaue Beschreibung im Text.

Fig. 7. Durchschnitt durch eine ganz junge Knospungszone. Vergr. $^{133}/_{1}$. Hier ist die Verbindung des Keimstreifens mit dem Ectoderm äusserst deutlich.

Fig. 8. N. proboscidea, Colonie, die nahe vor der Ablösung begriffen war, zu Fig. 1—6 gehörig. Vergr. 50-fach. Vor der Rumpfzone A_1 liegt ein altes Glied A_x, welches durch die neue Knospungszone z_1 vom Gliede A_{x-1} des ältesten Zooids A getrennt ist. Dadurch wird das Segment A_x zum ersten und ältesten Segment des Zooids A_1.

Fig. 9. Schematische Profilzeichnung der Muskelbänder einer Nais barbata in der Rumpfzone. Vergr. $^{133}/_{1}$. Man sieht hier, dass sich ein Theil des Lateralmuskels von A zum neuen Neuralmuskel von A' (nm.') umbildet und dass der alte Neuralmuskel durch die Ectodermknospe ek. emporgehoben wird.

Tafel VIII.

Entwickelung der Kopfzone.

Fig. 1—4. Querschnitte durch eine junge Kopfzone von N. barbata, zu Fig. 15 gehörig. Vergr. $^{220}/_{1}$. Die beiden Kiemengangwülste (kg.) sind in den ersten drei Schnitten vom Mesoderm scharf gesondert, im Schnitt Fig. 4 auf der Neuralseite in Continuität mit dem Keimstreif. Die Verbindung des letzteren mit dem Ectoderm ist gleichfalls deutlich. Die Sinnesplatten (sp.) sind noch ganz kurz.

Fig. 5—7. Eine etwas ältere Kopfzone von N. barbata, zu Fig. 8 gehörig. Vergr. $^{220}/_1$. Die Sinnesplatten (sp.) sind länger, als in Fig. 3 und 4, die Ablenkung der cardialen Lateralmuskel (lm.) durch die von der Seitenlinie aus beginnenden Sinnesplatten ist sehr deutlich.

Fig. 8. Nais barbata, Knospungszone zu Fig. 5—7 gehörig. Vergr. $^{50}/_1$.

Fig. 9. N. barbata, Chordazellen (ch.) unter dem Nervenstrang in erwachsenen Segmenten (cg. die centralen Ganglien). Längsschnitt. Vergr. $^{200}/_1$.

Fig. 10. N. barbata. Querschnitt durch eine ältere Kopfzone, in welcher der neugebildete Kiementheil (k.) des Kopfdarms sich noch nicht mit dem Darmtheil (d.) in Verbindung gesetzt hat. Vergr. $^{220}/_1$.

Fig. 11—14. N. barbata. Verschiedene Ausbildungsstadien der Knospungszone; Fig. 11 giebt das jüngere, Fig. 14 das älteste Stadium an. Bezeichnung wie immer; Erklärung s. im Text pag. 188—194. Vergr. $^{66}/_1$.

Fig. 15. N. barbata. Zwei verschiedene alte Knospungszonen hart aneinander, zu Fig. 1—4 gehörig. Vergr. $^{50}/_1$.

Tafel IX.

Sämmtliche Figuren zu Nais proboscidea gehörig. Bildungsweise des Kopfdarms.

Fig. 1—6. Querschnitte durch den Kopf einer erwachsenen N. proboscidea, von hinten nach vorn. k. Kiementheil, d. Darmtheil des Kopfdarms. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 7—9. Querschnitte durch einen Kopf einer älteren Zone, in welcher die beiden Kiemenganghöhlen (kgh.) im Begriff stehen, sich auf der Cardialseite des alten Darms (d.) mit einander zu verbinden. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 10. Profilzeichnung der Zone einer N. proboscidea, zu Fig. 15—19 gehörig. Vergr. $^{70}/_1$.

Fig. 11—14. Vier aufeinander folgende Querschnitte durch eine Kopfzone, in welcher die Kiemenganghöhlen (kgh.) noch nirgends miteinander in Verbindung getreten sind. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 15, 16. Zu Fig. 10 gehörig; die Kiemengangwülste (kg.) sind vollständig solid, aber schon auf der Cardialseite miteinander in Verbindung getreten. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 17—19. Zu Fig. 10 z_1 gehörig; die Kiemengangwülste (kg.) liegen noch ganz auf der Neuralseite des Darms und stehen noch in Fig. 18 mit dem Keimstreifen (ks.) in Verbindung. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 20. Stück eines Querschnittes durch eine Rumpfzone von N. proboscidea, um die Lage der durch das neue Nervensystem (n′) emporgehobenen alten Muskel (nm.) und Nerven (n.), sowie die erste Anlage der neuen neuralen Muskelplatte (nm.′) und Seitenmuskel (lm.′) zu zeigen. Vergr. $^{330}/_1$.

Tafel X.

Chaetogaster diaphanus.

Fig. 1. Schnittstück durch einen ausgebildeten Kopf, um die Schichtenfolge und die letzten Reste (sl.) der Seitenlinie zu zeigen. Vergr. $^{200}/_1$.

Fig. 2. Schnittstück durch eine halberwachsene Kopfzone mit mangelndem Ringmuskel, deutlicher Seitenlinie und getrennten Muskelplatten (nm., lm., cm.) Vergr. $^{200}/_1$.

Fig. 3. Profilansicht zweier Knospungszonen, von denen die eine (z_1) noch ganz jung ist, die andre (z) bereits die beiden Abtheilungen deutlich erkennen lässt. In der Rumpfzone von z liegen schon zwei Borstenbüschel, die Kopfborsten der Kopfzone von z. (zu B gehörig) fehlen noch, diese letztere umspannt den Darm noch nicht. Vergr. $^{72}/_1$.

Fig. 4. Optischer Längsschnitt durch Fig. 3. Man sieht auf der Cardialseite den durchgehenden Cardialmuskel, keine Spur einer Medullarverdickung auf der Cardialseite und ebensowenig eine Spur eines unter dem Darm liegenden dorsalen Schlundganglions, d. h. die beiden seitlich den Darm umspannenden Kopfkeimstreifen haben sich noch nicht in der Mittellinie vereinigt. Vergr. $^{72}/_1$.

Fig. 5—7. Zu Fig. 8 (zzz. + x) gehörig. Querschnitte durch eine junge Knospungszone; die Sinnesplatten sind schon vorhanden, die Theilung in Kopf- und Rumpfzone schon angedeutet. Vergr. $^{200}/_1$.

Fig. 8. Profilzeichnung einer Chaetogasterkette. Vergr. $^{36}/_1$.

Fig. 9—12. Zu Fig. 8 (z_1) gehörig. Querschnitte durch eine ältere Kopfzone, in welcher die beiden Sinnesplatten (sp.) und die (nicht sehr deutlichen) Comissuren sich schon auf die Cardialseite begeben, aber noch nicht in der Mittellinie unter dem Herzen (c.) miteinander vereinigt haben. Vergr. $^{200}/_1$.

Tafel XI.

Chaetogaster diaphanus.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch eine ältere Knospungszone, deren hintere zu B gehörige Kopfzone schon von der vorderen an A anhängenden Rumpfzone von A_1 scharf geschieden ist durch eine Furche und den mittleren, die Bildung der Mundhöhle einleitenden Spaltungsraum (m.) und die noch soliden Kiemengangwülste kg. des Kopftheils von B. Vergr. $^{200}/_1$.

Fig. 2. Senkrechter Schnitt durch eine gleich alte Kopfzone wie Fig. 1, senkrecht und so geführt, dass der noch solide Kiemengangwulst (kg) und Kiementheil (k.) des Darms, aber nicht der alte Darm getroffen sind. Vergr. $^{330}/_1$.

Fig. 3. Kopf von Psammoryctes umbellifer Kessler. Die zellige Seitenlinie des erwachsenen Thieres steht mit dem oberen Theil der Schlundcomissur in Verbindung. Vergr. $^{72}/_1$.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch zwei Ganglien und Nervenstrang von einem erwachsenen Chaetogasterzooid, um die unter dem letzteren liegenden Reste der Chordazellen (ch.) zu zeigen. Vergr. $^{201}/_1$.

Fig. 5. Kette von Chaetogaster von der Bauchseite. In Z_c und Z_{b_1} hat der Kopfkeimstreifen den Darm noch nicht umspannt, in Z_b beginnt die Umwachsung. In den verschieden alten Zooiden sieht man deutlich die allmälig eintretende Verlängerung der Comissuren zwischen den Ganglienknoten. Im Kopf von B hat sich die Mundeinsenkung (m.) bereits gebildet. Vergr. $^{72}/_1$.

Fig. 6. Ein eben vor der Ablösung stehendes Zooid von Nais barbata, m. die Mundeinsenkung. Vergr. $^{200}/_1$.

Fig. 7. Kopftheil von B zu Fig. 7 gehörig. m. Mund und Mundhöhle, ksp. die

seitlichen Kiemenspalten, k. Kiementheil des neuen Darms, com. Schlundring, n. Bauchmark, sph. vorderer noch sehr schmaler Sphincter. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Tafel XII.

Chaetogaster diaphanus.

Fig. 1, 2. Zwei benachbarte senkrechte Schnitte durch eine ältere Kopfzone; d. alter Darm, k. Kiementheil des neuen Darms, m. Mund. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 3—5. Drei aufeinanderfolgende Horizontalschnitte durch eine ebenso alte Kopfzone, die etwa der in Taf. XI, Fig. 7 gezeichneten gleich war; in Fig. 3 ist eben der neue Kopfdarm (k.) getroffen, in Fig. 4 theilt sich nach vorn (oben) zu die Kopfdarmhöhle in die beiden Kiemengänge, in Fig. 5 münden diese aus und unter dem neuen Mund hängt ein Zipfel des alten Darms (d.) hervor; t. die Scheidewand (doppelt) zwischen neuem Mund und Kiemengängen. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 6—10. Querschnitte einer etwas jüngeren Kopfzone (von zwei verschiedenen Zooiden), in welcher grade eben die Aushöhlung des mittleren Kopfdarmwulstes (Fig. 7, 8, 9 k.) und der beiden Kiemengangwülste (Fig. 10 kg.) beginnt. In Fig. 9 ist die Verbindung der Seitenlinie durch die Sinnesplatte mit dem oberen Schlundganglion und der Comissur (com.) sehr deutlich. Fig. 10 wurde nicht ganz ausgezeichnet, weil die Elemente zu undeutlich waren. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 11, 12. Fig. 11 Profilansicht einer Kette, durch deren junge Kopfzone der Schnitt Fig. 12 gelegt wurde, in welchem die soliden Kiemengangwülste mit dem Kopfkeimstreifen und durch diesen mit dem Ectoderm in Verbindung stehen. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 13—16. Vier aufeinanderfolgende senkrechte Längsschnitte durch eine Kopfzone, in welcher die Kiemenganghöhlen (kgh.) eben aufzutreten beginnen, die innere an dem Vorderende der Kopfzone liegende Mundhöhlenspalte (m.) noch nicht mit der neuralen Mundeinsenkung in Verbindung getreten ist. Der Schlundring ist bereits völlig ausgebildet. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Tafel XIII.

Chaetogaster diaphanus.

Fig. 1—7. Querschnitt von hinten nach vorn durch eine Kopfzone eines schon abgelösten Thieres, dessen neuer Kopfdarm (k.) nahezu ausgebildet ist; nur in Fig. 6 und einem zweiten nicht abgebildeten, zwischen Fig. 6 und Fig. 7 liegenden Schnitt war noch die Scheidewand t. zwischen den zwei Kiemengängen vorhanden; in den vordersten Schnitten hatte sich der alte Darm (Fig. 6, 7 d) bereits vom neuen getrennt. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 8—10. Drei von hinten nach vorn aufeinanderfolgende Schnitte eines gleichen Stadiums, zur Vervollständigung der in Fig. 1 — 7 gelieferten Reihe. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 11—14. Vier Querschnitte durch den Kopftheil eines ganz erwachsenen Zooids, in welchem der alte Darm bereits völlig resorbirt ist und alle Muskelschichten gut ausgebildet sind. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Fig. 15. Profilansicht einer Kette, um die Umwachsung des alten Darms durch den Kopfkeimstreifen (resp. Schlundring) zu illustriren. In der Zone von A_2 beginnt die Comissur (com. A_2) eben sich nach der Cardialseite hin zu biegen; in der Kopfzone von A_1 umspannt sie (com. A_1) den Darm schon mehr als zur Hälfte; im Kopf von B hat sie sich schon auf der Cardialseite geschlossen und hier das dorsale Schlundganglion gebildet. Vergr. $^{100}/_1$.

Fig. 16—19. Sagittalschnitte durch verschieden alte Kopfzonen, um die allmälige Resorption des alten Darms (d.) und die Vereinigung des neuen Kopfdarms (k.) mit dem alten Körperdarm zu illustriren. In Fig. 17 ist die Richtung angegeben, in welcher die auf Taf. XII, Fig. 3—5 abgebildeten Horizontalschnitte geführt worden sind. Vergr. $^{100}/_1$.

Tafel XIV.

Fig. 1—19 und 23. Schemata der Keimstreifenbildung. Fig. 1—4 Knochenfisch, copirt von His; Fig. 5—13 Clepsine, copirt von Robin; Fig. 14—19 Euaxes, copirt von Kowalewsky; Fig. 23 Unke, copirt von Götte. In allen Figuren sind die homologen Regionen durch die gleiche Färbung bezeichnet. ‚aR anus Rusconi‘.

Fig. 20, 21. Schemata des Blutkreislaufs im Rumpf (Fig. 20) und Kopf (Fig. 21) einer Nereis, copirt von Ehlers.

Fig. 22. Abbildung der Gastrula, wie sie Hensinger geliefert hat. 1. Bericht v. d. zootomischen Anstalt in Würzburg.

Fig. 23 — s. oben.

Fig. 24. Querschnitt durch das Bauchmark von Terebella, copirt nach Claparède. x. die Leydig'schen Fasern.

Fig. 25. Längsschnitt eines Unkenembryos, copirt nach Götte.

Fig. 26. Embryo einer Clepsine bioculata (Original); a. definitiver Anus; m' Stelle wo der Wirbelthiermund (Hornplattensack) sich später einsenkt; m. Annelidenmund.

Fig. 27. Oniscus-Embryo, Längsschnitt, copirt von Bobretzky.

Fig. 28. Petromyzon-Embryo, nach Schultze copirt von His (Körperform). In Fig. 25—28 sind die homologen Regionen durch die gleiche Färbung bezeichnet.

Fig. 29, 30. Embryo eines Anneliden, copirt von Kölliker (Koch, Entwickelungsgeschichte der Eunice sanguinea).

Fig. 31. Durchschnitt durch ein Kopfsegment von Hermella, copirt von Quatrefages.

Tafel XV.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kiemenkorb einer Sabellide. Original. Bezeichnung wie gewöhnlich.

Fig. 2. Querschnitt durch den Kopftheil von Eunice Harrassii, copirt nach Ehlers. k. Kiementheil, d. Darmtheil des Schlundkopfs.

Fig. 3, 4. Zwei Entwickelungstadien des Kopfes von Terebella, copirt nach M. Edwards.

Fig. 5—7. Schemata der Anlage und Wachsthumsrichtung des Keimstreifens von Clepsine, Fig. 5 jüngeres, Fig. 7 ältestes Stadium.

Fig. 8—12. Schemata zur Vergleichung des Kopfdarms des vagus und des Anneliden- und Wirbelthiermundes bei verschiedenen Thieren; Fig. 8 von einer Nemertine, Fig. 9 von Malacobdella (nach eigener Untersuchung), Fig. 10 von Microstomum (nach eigener Untersuchung), Fig. 11 von Clepsine bioculata (nach eigener Untersuchung), Fig. 12 von Nais. Die homologen Theile sind in gleicher Weise bezeichnet; m. Annelidenmund, m' Wirbelthiermund, v. Kiemenschlundnerv (vagus), n. Neuralseite, c. Cardialseite, k. Kiementheil des Schlundes.

Fig. 13. Abbildung eines Schnittes durch den Kopf von Clepsine bioculata, mit der camera gezeichnet; h. der Hornplattensack (Wirbelthiermund), cm. cardiale, nm. neurale Muskulatur, m. Mund, n. Nervenstrang, n' oberes Schlundganglion.

Fig. 14—20. Schemata der Strobilation und Segmentation. Fig. 14 für Nais proboscidea und Myrianida, Fig. 15 für Microstomum (und Chaetogaster), Fig. 16 für N. barbata, Fig. 17 für eine Taenia, Fig. 18 für einen knospenden Anneliden mit zwei fertigen Zooiden (A und A'), Fig. 19 für einen Polypen. In den Figuren 14, 15, 16 und 18 sind die Rumpfzonen gar nicht, die Kopfzonen senkrecht und die Afterzone, welche beständig fortwächst, horizontal schraffirt. In Fig. 18 allein, welches als ideales Schema für die Entstehungsweise eines typisch gegliederten Thieres anzusehen ist, ist die in der Kopf- wie in der Rumpfzone auftretende und vorn zuerst beginnende Segmentation angedeutet.

Fig. 20. Kette von Myrianida, copirt nach M. Edwards.

Fig. 21, 22. Schema eines Nephelis-Embryos (nach eigener Untersuchung); ks. Rumpfkeimstreif, ks' Kopfkeimstreif, beide noch nicht in der Mittellinie vereinigt. Dies Schema beruht auf wirklicher Beobachtung.

Fig. 23. Kette von Microstomum lineare, copirt von Graff.

Fig. 24. Pilidium, Trochosphaera einer Nemertine; ks. Rumpfkeimstreif (in Saugnapfform), ks' Kopfkeimstreif (in Saugnapfform).

Fig. 25. Balanoglossus, Schema des Kopfdarms, copirt von Gegenbaur.

Fig. 26. Amphioxus, Kopfdurchschnitt, nach Rolph.

Fig. 27. Nais, Kopfdurchschnitt, hinter dem oberen Schlundganglion.

Fig. 28. Chaetogaster, Kopfdurchschnitt einer alten Kopfzone hinter dem oberen Schlundganglion.

Fig. 29. Ascidie, Schema des Kiemensacks (Kopfdarms), copirt von Gegenbaur.

Fig. 30. Stylarioides monilifer, Sagittalschnitt des Kopfendes, copirt von Claparède.

Fig. 31. Lumbriconereis, Sagittalschnitt des Kopfendes, copirt von Ehlers.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Studien an Turbellarien.

Beiträge zur Kenntniss der Plathelminthen.

Von Charles Sedgwick MINOT aus Boston.

Die Turbellarien sind bisher hauptsächlich durch die Quetschmethode untersucht worden. In neuerer Zeit hat man begonnen, Schnitte zu machen. Unter anderen verdient besonders Moseley in dieser Hinsicht unsere Anerkennung, da er der erste war, die Anfertigung von Schnitten in grösserem Massstabe auszuführen. — In der That gewinnen wir durch das Mikroskop nur eine höchst unvollkommene Einsicht in der Tiefe, da wir die Entfernung im Sinne der Sehachse des Instrumentes nur sehr ungenau schätzen können. In der zur Sehachse senkrechten Ebene dagegen können wir die Entfernungen mit grosser Genauigkeit abmessen. Sehen wir ein Thier von oben an, so erkennen wir im Allgemeinen die Anordnung der Theile, aber erst durch senkrechte Schnitte können wir die Art erkennen, wie die Organe über einander gelagert sind.

Macht man eine vollkommene Schnittreihe, so kann man die Anatomie und Histologie des ganzen Thieres studiren und durch Combinirung der so erhaltenen Bilder das Thier in seiner Gesammtheit construiren. Solche Schnittreihen, zum Theil fast lückenlos, habe ich von mehreren Dendrocoelen mit Hülfe des vortrefflichen Leyser'schen Mikrotomes angefertigt. Nach meinen Erfahrungen ist das Instrument sehr zu empfehlen. Die Thiere wurden in Alcohol gehärtet und der Bequemlichkeit halber vorher gefärbt, und zwar gewöhnlich mit Haematoxylin oder Picrocarmin, — dann in Paraffin eingebettet und so geschnitten. Eine solche Durchfärbung gelingt nicht sicher, indem das Innere des Thieres nicht selten ungefärbt bleibt. Die Methode ist daher nur mit Rückhalt zu empfehlen.

Die Anfertigung und noch mehr die Untersuchung von Schnittreihen von mehr als 200 Schnitten ist sehr mühevoll, aber es stehen uns keine anderen Mittel zu Gebote, kleinere undurchsichtige Thiere mit sicherer Ge-

nauigkeit zu untersuchen. Ich schicke diese Bemerkungen voraus, weil es mir scheint, dass Schnittreihen in manchen Fällen Quetschpräparate ergänzen oder gar ersetzen können.

Nachfolgende Untersuchung wurde bei Herrn Prof. Semper in Würzburg angefangen und bei Herrn Prof. Leuckart in Leipzig zu Ende geführt. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, indem ich meinen freundlichen Lehrern für ihre bereitwillige Unterstützung meinen warmen Dank ausspreche. Ihr oft ertheilter Rath war eine wesentliche Bedingung der Ausführung dieser Arbeit.

Der Darlegung der von mir gewonnenen Ergebnisse habe ich folgende Form gegeben: zuerst eine Zusammenstellung des Bekannten über die Anatomie der Dendrocoelen mit Beifügung ergänzender Bemerkungen, welche auf meinen eigenen Beobachtungen beruhen; — in einem zweiten Abschnitte habe ich die Arten, die ich besonders studirt habe, beschrieben und in einem dritten Theile habe ich einige Betrachtungen über die systematischen Verhältnisse unserer Thiere angestellt. Selbstverständlich haben die Rhabdocoelen sehr häufig Berücksichtigung finden müssen.

I. Anatomie der Dendrocoelen.

Die Dendrocoelen, oder, wie sie schlechtweg genannt werden, Planarièn, sind mit sehr wenigen Ausnahmen glatte Thiere, welche eine Länge von 5—100 mm. erreichen. Auf der Rückenseite sind sie mehr oder minder pigmentirt, und tragen am vorderen Ende zwei, vier, oder zahlreiche Augen (Taf. XX, Fig. 58, oc). Hinter oder unter den Augen liegt das Gehirn. Auf der unteren Seite liegen drei Oeffnungen, die vordere ist der Mund, die hinteren sind die Geschlechtsöffnungen. Diese drei Löcher sind von systematischer Bedeutung, weil ihre Lagen für die Gattungen bequeme Kennzeichen liefern. Ihr Verhalten wird in den zoologischen Handbüchern eingehender erörtert, und es ist deswegen unnöthig, diesen Gegenstand an dieser Stelle weiter zu besprechen. Die ganze Oberfläche des Körpers wimpert und darauf bezieht sich der Name Turbellaria.

Epidermis. Fast alle früheren Beobachter haben die Zellen der Epidermis nicht unterscheiden können. Max Schultze, als er seine Naturgeschichte der Turbellarien (p. 10) schrieb, glaubte, die Epidermis bestehe aus verschmolzenen Zellen, obwohl er durch die Einwirkung von Aetzammoniak einzelne Zellen isolirte. Die von Leuckart bei Mesostomum[1]) als

[1]) Archiv für Naturgeschichte, 1852, p. 236.

Pflasterzellen beschriebenen sechseckigen Felder entsprechen den aufgequollenen hellen Körpern (Stäbchen). Cf. Schneider (Plathelminthen p. 7). Moseley (Landplanarians p. 117)[1]) hat die Epidermis aus Zellen bestehend gefunden und obwohl schon Mecznikoff (Geodesmus p. 437) und Keferstein von Epidermiszellen sprechen, so ist jener doch der erste, der Genaueres darüber zu ermitteln vermochte. — Graaf (Z. Z. XXIV. p. 127 und XXV. Suppl. p. 336) hat die Zellen der Epidermis bei mehreren Rhabdocoelen unterschieden. Bei Stenostomum leucops hat er die Zellengrenzen durch Versilberung dargestellt, und die einzelnen Zellen durch verdünnte Salz- oder Chromsäure isolirt (cf. Z. Z. XXV. p. 413, Pl. XXVII, Fig. 7 und 8). Schon früher hatte Schneider die grossen polyedrischen Zellen von Mesostomum Ehrenbergi abgebildet (Plathelminthen Taf. V, Fig. 1a). Aus diesen und meinen eigenen Beobachtungen ist zu schliessen, dass alle Turbellarien einen Ueberzug haben, welcher aus einzelnen Zellen besteht, welche meist cylindrisch sind und Wimperhaare tragen. Max Schultze (Landplanarien p. 16, Separatabdruck) erwähnt keilförmige Zellen bei Geoplana Burmeisteri. Ausserdem kommen in der Epidermis runde oder birnförmige Zellen vor, deren körniger Inhalt durch Carmin nicht gefärbt wird. Diese Elemente sind wahrscheinlich allgemein verbreitet. Keferstein (Seeplanarien p. 14) fand sie mit einer oberflächlichen Oeffnung versehen, und meint, dass sie den Schleim secerniren, welcher den Körper des Thieres im Leben überzieht. Sie sehen in der That wie Drüsenzellen aus, wofür Graaf und Moseley sie auch halten. Letzterer gibt an, dass sie besonders deutlich nach Behandlung eines Schnittes mit Kalilauge hervortreten.

Die Cylinderzellen tragen eine äussere, sehr dünne Cuticula, die nach Graaf eine Verdickung der Zellmembran ist. Dieselbe zeigt eine feine Punktirung, welche wahrscheinlich durch die Anwesenheit von Porencanälchen bedingt wird, durch welche die Wimperhaare, die ebenfalls von dem freien Ende der Zellen entspringen, durchgehen. Einzelne Fetzen der Cuticula können durch einen auf ein lebendes Thier ausgeübten Druck abgesprengt werden.

Die Länge der Wimpern ist nicht gross, variirt aber bei den einzelnen Arten. Ich habe sie bei Süsswasserplanarien am Kopfende nach verschiedenen Richtungen schlagen sehen, — an anderen Körperstellen aber nur

[1]) Am Ende der Abhandlung ist ein Verzeichniss der von mir citirten Arbeiten mit voller Angabe des Titels. Um Raum zu ersparen, citire ich im Texte nur das Hauptwort jedes Titels, und hoffe, dass der Leser sich in dieser Weise leichter wird orientiren können, als wenn ich nur Nummern citirte, welche sich auf das Verzeichniss bezögen.

nach hinten. Schneider gibt für Mesostomum Ehrenbergi an, dass die Wimpern längs der mittleren Bauchlinie am zahlreichsten sind, eine Eigenthümlichkeit, welche an die früher mit den Turbellarien zusammengestellten Gastrotricha erinnert.

Es folgt unter den Zellen eine Basilarmembran, die aus Ringfasern besteht, welche sich sehr stark imbibiren, wenn die Schnitte mit Carmin oder Blutholz gefärbt werden. Bei Eurylepta cornuta erreicht die Membran eine Dicke von 0.01 mm. und Keferstein sah in ihr eine scheinbare Schichtung. Bei Dendrocoelum lacteum soll sie fehlen (Moseley), sonst aber zeigt sie sich mächtig entwickelt. Da diese Membran an den Muskeln so fest haftet, dass sie zurückbleibt, wenn die Zellen der Epidermis zerfallen (Taf. XVII, Fig. 16 B. M.), so sucht Schneider sie in nähere Beziehung zur Muskulatur zu bringen. Moseley geht noch weiter, und betrachtet diese Schicht als eine Umformung der äusseren Ringmuskulatur, und beschreibt eine andere Membran, welche er für die wahre Basilarmembran hält. Er sagt (Landplanarians p. 119): „*This basement membrane is not to be confounded with the thick membrane often described as such in Nemertines and Planarians, and which as will be seen further on is the homologue of the external muscular coat.*" Er meint, dass es sich hier um eine Schicht handelt, welche in einigen Fällen sich zu Muskeln entwickele, in anderen aber die primitive Form beibehalte. Da sonst eine äussere Ringmuskulatur, wie solche bei den höheren Würmern vorkommt, den meisten Plathelminthen fehlen würde, so ist diese Ansicht sehr ansprechend, weil das Verständniss der Morphologie der Würmer dadurch scheinbar erleichtert würde. Aus der Untersuchung von vielen Hunderten von Schnitten ist mir hervorgegangen, dass die fragliche Membran ein ganz anderes Aussehen hat, als die eigentlichen Muskeln; da sie aber auch aus Fasern besteht, so musste man annehmen, falls man der Moseley'schen Hypothese folgen wollte, dass aus denselben Anlagen Fasern entstehen, welche einmal einen muskulösen, das andere mal einen anderen Charakter annehmen. Eine solche Vermuthung kann sich auf keinen analogen Fall beziehen. Eine weitere Membran habe ich in keinem einzigen Falle gesehen, und da ich Süsswasserplanarien und Nemertinen sehr sorgfältig darauf untersucht habe, so muss ich annehmen, dass Moseley sich wenigstens betreffs dieser Formen geirrt hat. Nach Alledem ist unsere Basilarmembran ein besonderes Gebilde, das schwerlich den Basilarmembranen der höheren Thiere ganz gleichzustellen ist, noch viel weniger aber eine Muskelschicht darstellt.

Stäbchen. Es kommen in den Epidermiszellen eigenthümliche, stark lichtbrechende Körper vor, welche eine längliche, abgerundete Gestalt haben

und um die Kerne gelagert sind, und zwar mit ihren Längsachsen annähernd senkrecht zur Oberfläche der Epidermis resp. parallel mit den Längsachsen der Cylinderzellen gerichtet. Dies sind die oft besprochenen Stäbchen. Bei den einzelnen Arten zeigen sie grosse Verschiedenheiten in der Form, Zahl und Verbreitung. Sie sind in den Drüsenzellen nicht enthalten. Bei den von mir untersuchten Formen sind sie zahlreicher auf dem Rücken, als auf der Bauchseite. Von den zahlreichen Eigenthümlichkeiten erwähne ich nur die Anordnung bei Mesostomum Ehrenbergi, weil diese Art am häufigsten von allen Turbellarien untersucht worden ist. Bei ihr sind die Stäbchen hauptsächlich in zwei strassenartigen Zügen angehäuft, welche, an den äusseren Seiten der Augen vorbeilaufend, am vorderen Kopfende in einander übergehen, und, nach hinten sich ausbreitend, in einzelne Streifen zerfallen, die in grossen Zellen im Parenchym endigen. Es ist möglich, dass Stäbchen bei allen Arten vorkommen, jedoch sind sie bei einigen nicht gefunden worden (Geoplana Burmeisteri, Opistomum pallidum, und Prostomum lineare nach Max Schultze). Schneider (Plathelminthen, p. 19) hat eine grössere und eine kleinere Form der Stäbchen bei Mesostomum Ehrenbergi beschrieben, und Aehnliches habe ich bei Planaria und Dendrocoelum, wo die grösseren gekrümmten Stäbchen am vorderen Theile der Rückenfläche des Thieres liegen, gefunden. Andere Forscher haben meines Wissens bei jeder Art nur eine Form gefunden, obwohl es ziemlich allgemein angegeben wird, dass die Länge der einzelnen Stäbchen variirt.

Die Stäbchen entstehen in besonderen flaschenförmigen Zellen, welche unterhalb der Haut im Körperparenchym liegen und einen feinkörnigen Inhalt neben Stäbchen in verschiedenen Entwickelungsstufen enthalten. Sie schicken Verästelungen aus, durch welche die einzelnen Zellen mit einander verbunden werden. Schneider (Plathelminthen p. 18) behauptet, dass einige der feinsten Verzweigungen sich an die Haut ansetzen und dass jedes Stäbchen der Epidermis in einem Ausläufer einer Zelle liege. Hieran erinnert auch die Angabe von Moseley, dass die Stäbchen eine „*finely investing membrane*“ haben, welche in einen bis zur Basilarmembran zu verfolgenden Ausläufer sich fortsetzt. Aehnliches habe ich nie bemerkt. Die Stäbchen sollen sich aus Kugeln entwickeln, die in den Bildungszellen und deren Ausläufern auftreten und sich allmälig verlängern, bis sie die definitive Stäbchengestalt angenommen haben. Es ist zu vermuthen, dass die Stäbchen allmälig nach der Haut rücken. Der sichere Nachweis hierfür ist noch nicht geliefert.

Die morphologische und physiologische Bedeutung der Stäbchen ist völlig unbekannt. Max Schultze hielt sie für Endorgane der Nerven;

Leuckart und viele Andere dagegen für Nesselkapseln; Schneider vermuthet in ihnen Reizapparate, welche bei der Begattung wie Liebespfeile wirken; Keferstein betrachtet sie als eigenthümliche Schleimkörper; Graaf glaubt bei Prostomum mamertinum am Rüssel Uebergänge der Stäbchen zu rundlichen oder ovalen Bläschen gefunden zu haben, und meint, dass es sich um Gebilde handelt, welche Nesselorgane von bald höherer, bald unvollkommenerer Entwickelung darstellen. Die Frage muss noch unentschieden bleiben, obwohl die Ansicht von Graaf vielleicht später wird angenommen werden können. Er gibt übrigens (Z. Z. XXV. p. 421, Anmerk.) eine ausgezeichnete Zusammenstellung der vielfachen Auffassungen früherer Forscher.

Pigment. Das Pigment gehört der eigentlichen Epidermis nicht an, sondern befindet sich hauptsächlich in verzweigten Kolben unterhalb der Basilarmembran angehäuft (Taf. XVII, Fig. 14 Pg), zwischen oder gar grösstentheils unter den Hautmuskelschichten liegend. Es ist gewöhnlich auf die Rückenseite beschränkt oder daselbst am stärksten entwickelt. Das Pigment besteht aus feinen, stark lichtbrechenden Körnern von sehr constanter Grösse. Aehnliche Körner kommen an den Augen vor (Taf. XVII, Fig. 22) und sind von Hallez (Prostomum Pl. XXII, Fig. 21) und Graaf abgebildet worden.

Bei Opisthoporus sieht man Pigmenthaufen von kolbiger und mehr oder minder langgezogener Gestalt unterhalb der Muskulatur der dorsalen Seite liegen und ausserdem einzelne Körner und Körnergruppen theils in dem umgebenden Körperparenchym, theils in den Muskelschichten eingelagert. Da die einzeln liegenden Körner grösstentheils in Strahlen angeordnet sind, welche senkrecht zur Körperoberfläche stehen, so halte ich dieselben für Reste angeschnittener Kolben oder deren Verästelungen.

Bei einer Art aus Triest, die wahrscheinlich der Gattung Stylochus angehört, ist die Pigmentirung ungemein viel stärker, besonders in der Mittellinie des Rückens, wo die Pigmentkörner die ganze Muskulatur durchziehen und dicht an einander liegende Kolben bilden.

Bei Mesodiscus (n. gen) sieht man zahlreiche einzeln zerstreute Körner zwischen und unter den Hautmuskeln. Besondere Anhäufungen habe ich nicht finden können.

Mecznikoff (Geodesmus p. 437, Fig. 15 der Taf.) hat verästelte Pigmentzellen beschrieben, in denen er ein helles Bläschen fand; Max Schultze (Landplanarien p. 17) erwähnt sechseckige Pigmentzellen unter der Haut von Geoplana Burmeisteri und Graaf (Z. Z. XXV. p. 146—147) bildet die Pigmentzellen von Mesostomum ab, und fügt hinzu, dass das Pigment auch in verzweigten Haufen vorkommt. Es ist noch zu untersuchen, ob man es in allen Fällen mit Pigmentzellen zu thun habe. Die oben

beschriebenen Kolben bei Opisthoporus und Stylochus lassen sich als Zellen auffassen, obwohl ich an ihnen weder eine Membran, noch einen Kern habe finden können.

Die Farbe des Pigmentes ist sehr verschieden: roth, braun, gelb und grün. Blau und die verwandten Farben sind unbekannt. Nach Max Schultze ist die grüne Färbung von Vortex viridis durch Chlorophyll bedingt.

Bei Rhabdocoelen ist auch eine diffuse Pigmentirung bekannt, die entweder von dem Leib des Thieres angenommen wird, oder auf helle Bläschen unter der Haut beschränkt ist (cf. Max Schultze, Turbellarien, p. 16 ff.).

Hautgebilde. Max Schultze[1]) fand drehrunde Kalkkörper von 0.025 mm. Länge und 0.005 mm. Dicke bei Sidonia elegans. Graaf fand grosse Einlagerungen in der Haut von Turbella Klostermanni (V. Z. Z. XXIV. p. 130) und einen bauchständigen Hakenkranz bei derselben Art. Zwei grosse hörnige Haken hat er bei Convoluta cinerea entdeckt. Derselbe Forscher fand bei Convoluta armata zwei im Vordertheile des Körpers angebrachte, unmittelbar unter der Haut liegende Blasen, welche mit hornigen Spitzen über die Körperoberfläche vorragen. Papillen erwähnt Schmidt bei Vortex pictus; Max Schultze bei Monocelis agilis und Graaf und Ulianin bei anderen Rhabdocoelen. Bei Turbella Klostermanni und einigen anderen Arten wirken sie als Saugnäpfe. Wirkliche Saugnäpfe existiren bei Mesodiscus und Eurylepta cornuta (Keferstein). Bei Thysanozoon sind zahlreiche Papillen auf dem Rücken.[2]) Diese Angaben machen es erwünscht, diese mannichfaltigen Verhältnisse einer genaueren Forschung zu unterwerfen.

Muskulatur. Die Muskeln treffen wir erstens in mehreren Schichten unterhalb der Epidermis, mit der sie sich vereinigen zur Bildung des Hautmuskelschlauches; zweitens als Sagittalfasern, welche, senkrecht oder schräg zur Epidermis, den Körper durchziehen; drittens als Bestandtheile einzelner Organe, bei deren Betrachtung sie erst Berücksichtigung finden sollen.

Die Hautmuskeln bilden drei Schichten: eine äussere Längsfaser-, eine mittlere Ringfaser- und eine innere Längsfaserschicht. Dass diese drei Schichten von allgemeiner Verbreitung sind, glaube ich annehmen zu dürfen, trotzdem dass die Angaben hierüber vielfach von einander abweichen, vielleicht hauptsächlich darum, weil man früher keine Querschnitte machte. In der That hat Keferstein (Seeplanarien p. 16—17), der zuerst

---

[1]) Verh. Würzb. Ges. 1853, p. 223.

[2]) Cf. Ulianin, Cercyra papillosa, Pl. IV, Fig. 16 und 17.

Schnitte machte, die drei Züge von einander unterschieden, obwohl er die innere Längsschicht in geringer Ausbildung vorfand. Die drei Schichten sind gewöhnlich an der Bauchseite viel leichter zu unterscheiden, als auf dem Rücken, wo besonders die Anwesenheit des Pigments die Erkenntniss der Verhältnisse erschwert. Die Dicke der einzelnen Schichten ist beträchtlich, nimmt aber nach dem Rande des Körpers zu allmälig ab.

Bei Opisthoporus liegen die Verhältnisse ausserordentlich klar (Taf. XVII, Fig. 18). Auf der ventralen Seite (Taf. XVII, Fig. 16) unterscheidet man sofort zwei Längsschichten und eine zwischen denselben liegende Querschicht, deren Dicke nur etwa zwei Fünftel der Dicke jeder der Längsschichten beträgt. Die Ringfaserschicht R ist in zwei Lagen getheilt, welche auf dem Querschnitte des Thieres deutlich hervortreten, mit einander parallel laufen und von gleichem Durchmesser sind. Hin und wieder greifen einzelne Fasern der einen oder der anderen Längsschicht auf die nächst liegende Lage der Querschicht über, die in Folge dessen an solchen Stellen dreitheilig erscheint. Die beiden Längsschichten sind von gleichem Durchmesser. Die äussere ist zweilagig; die Fasern der äusseren Lage nach der Mittellinie, der inneren Lage nach den Rändern des Körpers geneigt. Selbstverständlich würde bei Betrachtung eines Querschnittes von der umliegenden Seite die Neigung der Fasern umgekehrt erscheinen. Ich weiss nicht, ob die eben gegebene Schilderung bei der Betrachtung der vorderen oder hinteren Seite der Schnitte zutrifft. Die innere Längsschicht (L. In, Fig. 16) wird von zahlreichen Sagittalmuskelbündeln durchsetzt, wodurch ihre Fasern in kleinen Feldern zertheilt werden. Die Querschicht gibt an ihrer inneren Grenze häufig schräge Fasern ab. Man kann sich aber durch schräge Schnitte leicht täuschen lassen, weil dann die meisten Fasern schräg getroffen werden.

Auf der dorsalen Seite liegen nur zwei Schichten, eine dickere äussere Längsschicht, deren Fasern schräg verlaufen, und eine dünnere Ringfaserschicht. Die Längsschicht besteht aus zwei Lagen, deren Fasern in derselben Weise geneigt sind, wie diejenigen der äusseren Längsschicht der Bauchseite.

Gegen die seitlichen Ränder des Körpers zu nehmen sämmtliche Schichten ab. Die ventrale Muskulatur erreicht in der Mittellinie eine grössere Dicke als die dorsale an irgend welcher Stelle. Letztere (cf. Taf. XVII, Fig. 18) zeigt in der Mitte und nach beiden Seiten hin eine fast gleiche Entwickelung, nimmt aber nah' an den Rändern des Körpers ziemlich schnell ab. Die ventrale Muskulatur dagegen nimmt gleich von der Mittellinie aus allmälig ab. An dem äussersten Rand des Körpers scheinen nur Sagittalmuskeln und keine oder höchst wenige Fasern der Hautschichten

vorzukommen. Die heranziehenden Schichten werden sehr dünn, und ehe sie zur Spitze (cf. Fig. 18) gelangen, werden sie untrennlich. Das Bild wird durch die in den seitlichen Körpertheilen zahlreich vorhandenen Kerne und Sagittalfasern undeutlich gemacht. Von den drei ventralen Schichten verschwindet die innere Längsschicht zuerst, indem die Fasern ihre Richtung allmälig verändernd, erst schräg, dann quer zu liegen kommen, um dann mit der mittleren Querschicht zu verschmelzen. Die zwei äusseren Schichten des Bauches reichen gleich weit. Die Zweitheilung der mittleren Querschicht wird unweit des Körperrandes verwischt und ihre Fasern werden zu einem einzigen Zuge vereinigt. Die Anordnung der Fasern auf der dorsalen Seite ist weniger klar. Der randständige Theil enthält viele Querfasern (cf. Fig. 18), wovon ein bald endigender Zug sich in die Mitte der anderen Fasern hinein begibt. Ein zweiter Zug geht unter die anderen Fasern und in die Querschicht über. Ein dritter tritt in die Mitte der äusseren Längsschicht ein. Wie oben bemerkt, besteht die letzterwähnte Schicht aus zwei Lagen, deren Fasern an der gemeinschaftlichen Grenze schräg gestellt und so durch einander gewebt sind, dass man auf den ersten Blick eine Querfaserschicht zu sehen glaubt. Der dritte Zug, der oben erwähnt war, geht scheinbar in diesen Theil über. Die äusseren dorsalen Längsfasern reichen eben so weit nach dem Rande wie die inneren Querfasern hin.

Bei der von mir untersuchten Stylochus-Art fand ich wesentlich dieselbe Anordnung der Muskulatur; das heisst, drei ventrale Schichten und zwei dorsale; die äusserste Schicht aus zwei Lagen von schrägen Längsfasern bestehend. Vielleicht kehrt dieselbe Anordnung bei allen mit Leptoplana verwandten Seeplanarien wieder.

Bei Mesodiscus weicht die Muskulatur etwas hiervon ab. Auf der ventralen Seite findet man nur zwei Schichten; 1) eine dünne äussere Querschicht, welche dicht auf die Basilarmembran folgt, die sie an Dicke zweimal übertrifft; 2) eine innere Längsschicht, deren Durchmesser, dem der Querschicht sammt der Basilarmembran, viermal gleich kommt. Die Fasern liegen dicht an einander gedrängt. Man kann viele Sagittalfasern einzeln verlaufend oder zu Bündeln vereinigt durch beide Schichten hindurch verfolgen. Hin und wieder greifen einzelne Faserzüge der einen oder anderen Schicht auf das Gebiet der Nachbarlage über, so dass z. B. Querfasern zwischen den äusseren Fasern der Längsschicht zu liegen kommen. Auf dem Längsschnitt des Thieres ersieht man, dass die innere Schicht nach vorn und hinten an Dicke schneller verliert, als die äussere Querschicht und dass sie zu gleicher Zeit eine weitere Schichtung annimmt, indem die äussere Hälfte der Fasern schräg gelegt wird, die innere Hälfte dagegen

longitudinal bleibt. Ich hebe hervor, dass ich nicht dafür bürgen kann, dass genau die wahre Richtung meiner Schnitte mir bekannt war, daher kann es sein, dass die innere Hälfte auch schräge Fasern hat. Auf der dorsalen Seite sind drei Schichten, zwei Längs- und eine mittlere Querschicht. Aus meinen Schnitten ist zu ersehen, dass die einzelnen Fasern etwas unregelmässig verlaufen, indem einige in einem, andere in anderem Sinne geneigt sind. Einzelne Fasern scheinen aus der einen in die andere nächstliegende Schicht überzugehen.

Am Munde unterliegt die Muskulatur bei Mesodiscus besonderen Veränderungen der Anordnung. Der Mund erscheint in der Querschnittsreihe zuerst als eine seichte Bucht (Taf. XVIII, Fig. 26 M.), welche bald hinter dem Gehirne anfängt, und schon die ganze Breite der Einsenkung hat. Auf den nächstfolgenden Schnitten vertieft sich die Oeffnung (Fig. 27) und wird dann rund (Fig. 28) und schliesst sich zum Schlundrohr ab. Fig. 27 soll die Verhältnisse der beiden ventralen Muskelschichten erläutern. Die äussere Ringschicht (E R) wird dünner und setzt sich über den ganzen Grund der Mundvertiefung M fort. Von den beiden Lagen der Längsschicht LM geht nur die innere auf die Wand des Mundes über, indem die Fasern allmälig schräg werden, und bevor sie den Mund erreichen, sich nach oben biegen (bei Tr.), um direkt zum inneren Mundwinkel k zu ziehen. In dieser Weise wird ein Dreieck (Tr.) gebildet, das zwischen der inneren Lage der Längsschicht und der äusseren Querschicht liegt, und von Fasern der äusseren Lage der Längsschicht ausgefüllt ist. Diese Fasern dehnen sich nicht weiter über die Mundöffnung aus. Auf der inneren Wand iw der Mundbucht habe ich nur eine Schicht von Querfasern bemerkt, welche aus der Verschmelzung der Fasern der äusseren Querschicht und der inneren Hälfte der Längsschicht entstanden zu sein scheint. Diese Schicht erhält sich wenigstens eine kurze Strecke auf dem Oesophagus und setzt sich vielleicht noch weiter auf den Darm fort.

Man erkennt ferner an dem Penisvorraum bei Mesodiscus eine besondere Anordnung. Dieser Vorraum, Taf. XIX, Fig. 39, V, ist eine Einstülpung der Körperwand, und ist von einem Epithel mit Basilarmembran ausgekleidet. Gleich unterhalb dieser Membran liegt eine Muskelschicht, deren Fasern spiralig nach oben fast bis zum Penis steigen. Sie scheinen von der äusseren Querschicht zu entspringen. Eine zweite weiter nach innen liegende Schicht, ist aus Fasern zusammengesetzt, die als die Längsfasern der Tasche zu bezeichnen sind, da sie von der Mündung des Vorraumes gerade emporsteigen. Diese Fasern breiten sich Fig. 40 auf der Scheide, in welcher der Penis liegt, aus. Ich halte sie für die Fortsetzung der inneren Längsschicht.

Saugnäpfe. Die als solche fungirenden Papillen einiger Rhabdocoelen haben nichts mit den hier zu erwähnenden Gebilden gemein, welche gross und nur in der Einzahl vorhanden sind. Frühere Autoren, mit Ausnahme von Keferstein, kannten keine Turbellarien mit Saugnäpfen. Der ebengenannte Forscher erwähnt, dass das von Quatrefages als weibliche Geschlechtsöffnung aufgefasste Gebilde bei Eurylepta cornuta ein Saugnapf sei, dessen Structur er wegen Mangels an Material nicht habe untersuchen können, und welcher hinter den Geschlechtsöffnungen in der Mitte des Körpers liegt.

Bei Mesodiscus habe ich einen Saugnapf gefunden, der auf der Bauchfläche kurz vor der ♀ Geschlechtsöffnung gelegen ist. Ich will ihn an dieser Stelle berücksichtigen, weil er in directer Beziehung zur ventralen Muskulatur steht. Er ist eine hervorragende runde Scheibe (Taf. XIX, Fig. 39 und Taf. XVIII, Fig. 36), die aus mächtig entwickelten senkrechten Muskelfasern (Fig. 36, SM) besteht und von der Fortsetzung des Epithels des Körpers überzogen ist. Auf meinen Schnitten fehlt der grösste Theil des Epithels. Die Muskelfasern färben sich stark mit Carmin und scheinen sich an der, dem Körper anliegenden Grenze der Scheibe umzubiegen. Wenigstens sieht man eine grosse Anzahl von kleinen gebogenen Streifen, welche die Fortsetzungen der einzelnen Fasern sein mögen. Nach den Rändern der Scheibe zu nimmt die Dicke der Muskelfaserschicht ab. Die äussere Querschicht der ventralen Muskulatur hört am Rande des Saugnapfes auf, und nimmt keinen Antheil an der Bildung desselben. Die Längsschicht vom Körper dagegen breitet sich fächerförmig aus und ihre Fasern setzen sich an dem Saugnapfe an (Fig. 36, Rc) und müssen ihrer Anordnung gemäss als Retractoren wirken. In der Abbildung Fig. 36 ist auch ein Theil der über dem Saugnapf liegenden Gallertdrüse Gdr. hinein gezeichnet worden.

Die Verhältnisse bei Mesodiscus genügen zu beweisen, dass die Muskelschichten an verschiedenen Stellen bedeutende Umformungen erleiden können. Dieser Satz dürfte wohl für sämmtliche Dendrocoelen Geltung haben. Moseley, wie ich hier erwähnen will, beschreibt die eigenthümliche Vertheilung der Fasern in der Ambulakralzone von Bipalium und Rhynchodemus (Landplanarians, p. 127).

Die Angaben der früheren Forscher über die Muskulatur fallen sehr verschieden aus. Mecznikoff fand eine äussere Längsschicht und eine innere weniger entwickelte Querschicht bei Geodesmus und Hallez beschreibt wesentlich dasselbe bei Prostomum lineare. Graaf dagegen (Z. Z. XXIV, p. 130—131) sagt, dass die Rhabdocoelen eine äussere Ring- und eine innere Längsmuskulatur haben. Die verwickelte Dar-

stellung von Schneider (Plathelminthen, p. 8 ff.) ist sehr eigenthümlich und da ich dieselbe nicht habe verstehen können, so kann ich nur hervorheben, dass die thatsächlichen Angaben, auf welche er sich stützt, dem von Anderen und mir Gefundenen nicht selten widersprechen. Moseley nimmt vier Schichten an, indem er die Basilarmembran auch als Muskelschicht ansieht, und sie den drei von mir beschriebenen Schichten noch zurechnet. Er sagt, dass bei Dendrocoelum die äusserste Schicht eine Ringfaserschicht ist, und dass die Basilarmembran fehlt, und daran anschliessend bemerkt er: „It is evident the external coat of Dendrocoelum lacteum answers to that of Bipalium, and that of Leptoplana tremellaris to that of Dendrocoelum lacteum. The body investments are essentially homologous and muscular elements are developed in them more perfectly in some forms than in others". Gegen diese Auffassung habe ich oben Einspruch gethan. Ich füge hier nur noch hinzu, dass ich nicht einsehe, wie das Verständniss der Morphologie der Muskulatur der Würmer erleichtert wird, wenn man vier Schichten annimmt, da man dann die Rückbildung von zweien bei den Anneliden folgern müsste, während man sonst nur eine Schicht bei den Gliederwürmern vermissen würde. Ferner zeigen uns Opisthoporus und Mesodiscus, dass die Verhältnisse bei den Planarien sehr schwankend sind. Dasselbe bezeugt die Anordnung bei Bipalium, wo nach Moseley und Schneider die zwei inneren Schichten nicht gleich auf die äussere Längsschicht folgen, sondern von dieser durch eine eingeschobene Lage Parenchymgewebe getrennt sind. Moseley fand keine deutliche Ringfaserschicht bei Bipalium, fügt aber hinzu, dass „fibres more or less circular in their direction are found dispersed all over the body-mass".

Sagittalmuskel. Die Sagittalfasern verlaufen von dem Rücken nach dem Bauche, oder von der Peripherie nach den verschiedenen Organen oder bis zum Darmcanal. Sie sind so angeordnet, dass sie Dissepimente bilden (Taf. XX, Fig. 50 und 51), welche entweder in der Längsrichtung (Fig. 51, Querschnitt von Opisthoporus) oder quer (Fig. 50, Längsschnitt von Mesodiscus) oder schräg verlaufen, so dass die ganze Leibeshöhle zwischen Haut und Darm, wie ein Fächerwerk vertheilt ist, dessen Scheidewände von verschiedenen Muskelzügen und dem damit verbundenen Parenchymgewebe gebildet werden. Die Dissepimente, wie man auf einer Quer- oder Längsschicht sofort erkennt, sind häufig schräg gestellt, und einzelne sind keil- oder pyramidenförmig. Die einzelnen Fächer sind abgerundet und von verschiedener Grösse. Sie stellen die Leibeshöhle dar und sind bestimmt, die verschiedenen inneren Organe in sich aufzunehmen. Da sie von denselben fast oder ganz ausgefüllt werden, so fallen

die Lücken auf Schnitten nicht gleich ins Auge (cf. Taf. XVII, Fig. 14). Man findet einzelne Fasern oder Faserbündel, welche unabhängig von den Dissepimenten den ganzen Körper durchziehen. Die transversalen Dissepimente (cf. Fig. 50) scheinen das Uebergewicht zu haben und wiederholen sich in regelmässigeren Abständen, als diejenigen Dissepimente, welche mehr oder weniger parallel der Längsachse des Thieres liegen (cf. Fig. 51. Querschnitt von Opisthoporus). Dieser wird deutlich durch die Vergleichung der beiden Abbildungen (Fig. 50 und 51), die, obwohl sie nicht von derselben Art sind, doch die wirklichen Verschiedenheiten bei einem Individuum darstellen. Man hat die Anordnung der Sagittalmuskeln häufig mit einem Fasernetz verglichen, weil sie so verwickelt ist. Die einzelnen Fasern kann man durch die Hautmuskeln bis an die Basilarmembran auf Querschnitten leicht verfolgen. Bei den Landplanarien scheinen die Fasern mehr schräg oder radiär zu verlaufen, als dies bei den Wasserformen der Fall ist (cf. Moseley).

Histologie der Muskeln. Die Fasern sind glatte. Graaf[1]) hat dennoch quergestreifte Muskeln am Rüssel der Prostomeen gefunden, sonst sind diese bei Turbellarien bisher unbekannt. Die gewöhnlichen Fasern sind langgezogen mit verästelten Enden, und häufig verzweigt, in diesem Falle werden die einzelnen Fasern verbunden, indem die Zweige sich vereinigen (Graaf, Schneider, Max Schultze). Mecznikoff[2]) ist meines Wissens der einzige, der Kerne in den Muskelfasern gesehen haben will. Die Fasern erscheinen auf dem Querschnitt entweder rundlich oder vierseitig mit abgerundeten Ecken, und nehmen von der Mitte aus nach beiden Enden zu an Durchmesser ab. Nach Leydig[3]) kann man bei einigen Muskelfasern deutlich eine Rindenschicht und Achsensubstanz unterscheiden und bisweilen undeutlich quergestreifte oder ganz feinkörnig aussehende Fasern finden. Man kann also nach den vorliegenden Beobachtungen nicht entscheiden, ob wir mit Muskelzellen oder Fibrillen zu thun haben. Schneider (Plathelminthen, p. 11 fl.) gibt eine Darstellung, der kaum Gültigkeit zugesprochen werden darf, weil er die Egel mit den Plathelminthen vereinigt, und dann erst sein Schema aufstellt.

Graaf (Z. Z. XXIV, p. 131) beschreibt ausserdem noch eigenthümliche contractile Gebilde, die er Schlauchmuskeln nennt und die aus einem contractilen Schlauch und einem feinkörnigen Inhalte bestehen, und hauptsächlich am Schlunde einiger Rhabdocoelen gefunden wurden. Weitere Untersuchungen hierüber sind nöthig.

---

[1]) Z. Z. XXIV, p. 141, Taf. XIX, Fig. 1 und 2.

[2]) Geodesmus, p. 552.

[3]) Müllers Archiv 1854, p. 289, Taf. XI, Fig. 6.

Körperparenchym. Der Raum zwischen der Haut und dem Darmcanal ist zum Theil durch Muskel und Parenchymgewebe ausgefüllt, wie oben erwähnt. In Folge dessen wird die Leibeshöhle verengt und in Fächer, in welchen einzelne Organe liegen, getheilt. Das Parenchymgewebe füllt den Raum zwischen allen Muskeln und Organen vollkommen aus. Es enthält aber selbst zahllose kleine Lücken, die mit einander communiciren und ist diesem entsprechend (wahrscheinlich bei allen Pharyngocoelen) aus einem Balkennetz und ovalen Zellen zusammengesetzt.

Die Zellen sind sehr blass und haben deutliche eccentrische Kerne, die je ein Kernkörperchen enthalten, sich mit Carmin stark färben und das Licht stark brechen. Der Zellkörper erscheint ganz homogen und durchsichtig. Seine Contour ist schwach ausgeprägt, jedoch deutlich zu erkennen. Ob die Contour doppelt ist, resp. ob die Zellen eine Membran haben, weiss ich nicht. Die Zellen sind sehr zahlreich und liegen zwischen den Sagittalmuskeln, so dass, wo diese mächtig oder zahlreich sind, nur die Kerne der Zellen auf Schnitten noch zu unterscheiden sind. Gegen die seitlichen Ränder zu kann man auf Querschnitten die Zellen am besten studiren, da sie dort am freiesten liegen. Solche Zellen kommen bei allen Plathelminthen vor. Schneider nimmt in Folge ungenügender Beobachtung ein protoplasmatisches Parenchym ohne differenzirte Zellen bei den Cestoden an (cf. Salensky, Amphilina). Moseley (Landplanarians, p. 122) schreibt: „In the lower planarians there is a large amount of slimy protoplasmatic undifferentiated or sparingly undifferentiated tissue“. Diese Angabe kann ich nicht bestätigen, da die von mir hier gegebene Schilderung auch auf die Süsswasserplanarien sich bezieht. Keferstein (Seeplanarien, p. 18) beschreibt Parenchymzellen: 1) rundlicher Gestalt; 2) geschwänzte und 3) mit sternförmigen Ausläufern. Mecznikoff in seiner Arbeit über Geodesmus hat, wie Graaf vermuthet, die Zellen der Darmwand als eine dritte Art von Parenchymzellen beschrieben. Dieser grobe Irrthum ist eine Folge seiner unbegründeten Ansicht, dass die Turbellarien keinen Darmcanal haben. Die erste und zweite Art von Parenchymzellen, die er beschreibt, sind wahrscheinlich Stäbchenbildungszellen in verschiedenen Entwickelungsstadien. Die eigentlichen Parenchymzellen hat er demnach gar nicht gesehen.

Das Balkennetz ist zunächst von Graaf erwähnt worden, der ein solches mit eingelagerten Kernen bei Convoluta armata (Z. Z. XXIV, p. 133, Taf. XVII, Fig. 5) und ohne erkennliche Kerne bei anderen Rhabdocoelen fand (l. c. Taf. XVII, Fig. 1 hE). Moseley spricht von einem „irregular network of slimy connective tissue“ bei den Landplanarien. Diese Angabe ist für uns kaum zu verwerthen, da sie Genaueres

nicht enthält. Graaf gibt noch eine Abbildung des Gewebes vom Rüssel von Vortex lemani (Z. Z. XXV, Supp. Pl. XXIII, Fig. 3). Er stellt die Balken von ziemlich gleichmässiger Dicke dar mit einigen verdickten Stellen, wo die Kerne eingelagert sind. Ich habe in allen Fällen, wo ich überhaupt ein deutliches Bild gewonnen habe, eine Structur gefunden, die an das embryonale Bindegewebe der Wirbelthiere erinnerte. Die Kerne waren umgeben von einem körnigen Protoplasmahof, von welchem aus verästelte, sich allmälig verjüngende Ausläufer ausstrahlten, und sich mit den ihnen entgegenkommenden Ausläufern der Nachbartheile vereinigten und damit das Netz bildeten. Dasselbe ist sehr fein und nur bei starker Vergrösserung zu erkennen. An gewissen Stellen des Körpers zeigt das Parenchymgewebe eine eigenthümliche Umformung, in Folge dessen Balkenstränge frei von Muskeln und anderen Zellen gebildet werden. Diese Stränge sind von Moseley für das Wassergefässsystem erklärt worden. Ich werde hierauf später zurück kommen.

Die Beziehung der Zellen zum Balkennetz habe ich nicht erforscht. Es ist nur noch hinzuzufügen, dass alle Fächer der Leibeshöhle von einer Parenchymschicht, welche sich stark färbt, umgrenzt sind. Ob sie von einem Endothel ausgekleidet sind, habe ich nicht entscheiden können; manchmal schien es mir der Fall zu sein. Es ist mir wahrscheinlich, dass die eben erwähnte sich stark tingirende Schicht aus Muskeln bestehe, weil sie ein gestreiftes oder faseriges Aussehen hat.

Ausser dem Parenchymgewebe kommen zwischen den Organen und Muskeln noch vor: 1) die Pigmenthaufen, resp. Zellen, 2) die Stäbchenbildungszellen, 3) einzelne runde Zellen, deren Funktionen unbekannt sind; sie werden aber einer Vermuthung gemäss Drüsenzellen benannt. Sie sind entweder ausschliesslich oder hauptsächlich auf die peripherischen Körpertheile beschränkt; das heisst zwischen oder unmittelbar unterhalb der Hautmuskelschichten gelagert. Moseley (Landplanarians, p. 121—122) ist der einzige, der diese Verhältnisse ausführlicher behandelt. Er sagt, sie färben sich stark mit Carmin, sind verästelt (?) und ohne sichtbare Kerne. Ihre Fortsätze laufen bis zwischen die Epidermiszellen hinein. Sie sind durch den ganzen Körper verbreitet. Die tiefer liegenden haben feinere Fortsätze und weniger grobe Körner, als die mehr oberflächlich liegenden. Ich kann nun die Vermuthung nicht unterdrücken, dass diese Zellen keine Drüsen im Sinne Moseley's sind, sondern den Dotterstock darstellen. Da Moseley später mittheilt, dass er keinen Dotterstock bei den Landplanarien habe finden können, so ist man berechtigt anzunehmen, dass er sich hier in einem Irrthume befinde.

Darmcanal. Der Verdauungstractus besteht aus einem Rüssel, einem

Magen und den Magentaschen. Der Rüssel soll für sich betrachtet werden. Der Darm stellt ein gerades oder hinten gegabeltes Rohr dar, welches vielfache Coeca abgibt, die sich vom Hauptcanal gewöhnlich beinahe rechtwinkelig abzweigen (Taf. XX, Fig. 58, Dendrocoelum lacteum) und bei einigen Arten mit einander anastomosiren. Bei Vortex (Planaria Graaf) lemani du Plessis ist der Darm ein einfacher, unverzweigter Sack, dessen Wand oft Falten bildet. Cf. Graaf-Vortex etc., p. 377, Pl. XXIII, Fig. 1. Die systematische Stellung dieser Art ist aber noch nicht sicher gestellt, und es ist immerhin möglich, dass sie überhaupt kein Dendrocoele ist.

Das Hauptrohr wird als Magen bezeichnet, und steht mit dem Lumen des Rüssels in unmittelbarer Verbindung. Der Rüssel ergreift die Nahrung und befördert sie in den Magen.

Magen. Der Magen tritt uns unter zwei Hauptformen entgegen, erstens als ein gegabeltes Rohr (Monogonoporen), zweitens als ein gerader Sack, oft von bedeutender Weite (Digonoporen). Bei der ersten Form ist der Rüssel ein mehr oder minder cylindrisches Rohr, dessen freies Ende nach hinten gerichtet ist, und welches an seiner Ansatzstelle in den Magen einmündet. Von dieser Stelle entspringen die drei Aeste des Magens, einer nach vorn in der Richtung des Rüssels verlaufend (vergl. Taf. XX, Fig. 58, Dendrocoelum) und unter Abgabe zahlreicher seitlicher Zweige sich allmälig verschmälert bis in die Nähe des vorderen Endes reichend, und zwei nach hinten gehende Aeste, welche nach rückwärts umgebogen, längs des Rüssels und über denselben hinaus bis an das hintere Ende reichen, nach aussen zahlreiche Zweige abgeben, und bei einigen Formen in einander übergehen (Dendrocoelum nausicaae, O. Schm. etc.). Bei der zweiten Form des Magens ist der Rüssel entweder ein freihängendes Rohr (Eurylepta, Leptoplana[1]), Prosthiostomum[2]), Planaria lemani), welches nicht nach hinten, wie bei den echten Planarien, sondern nach vorn gerichtet ist, oder ein gespaltenes Organ, welches in einer besonderen Tasche unterhalb des Magens liegt (die meisten Digonoporen).

Der Magen von Opisthoporus ist ein langes Rohr, welches sich von der Nähe des hinteren Endes des Penisbeutels nach vorn ausdehnt und sich etwa ein Millimeter hinter dem Gehirn verzweigt. Auf dem Querschnitt ist er kreisrund (Taf. XVII, Fig. 14). Wo die Darmzweige abgehen, nimmt er eine elliptische Form an (Taf. XVI, Fig. 11, Mg.), indem er seitlich ausgezogen wird, während sein dorsoventraler Durchmesser dagegen

[1]) Im Sinne Claparèdes, Annél etc. Hébrides, p. 143.

[2]) cf. Ulianin.

unverändert bleibt. Der seitliche Theil schnürt sich ab und setzt sich als Magentasche fort. Der centrale Theil dagegen wird kreisrund, bis die nächste Abzweigung eine nochmalige Formveränderung bedingt. An meinen Schnitten habe ich zwanzig Abzweigungen zählen können. Sie folgen schneller auf einander am vorderen als am hinteren Ende des Darmes. Da meine Schnittreihe zwei Lücken enthält, so dass einige Schnitte mit Divertikeln fehlen, so ist die Zahl der letzteren wohl 22 oder 24.

Bei Mesodiscus fängt die Einsenkung, welche zum Munde wird, gleich unterhalb des hinteren Endes des Gehirnes an. Die Form ist oben beschrieben (Muskulatur p. 414, Taf. XVIII, Fig. 26, 27 und 28). Auf meinen Querschnitten ist am Anfang der Darmcanal durch zwei Einschnürungen in zwei seitliche und einen mittleren grösseren Theil geschieden (Fig. 29). Dies ist vielleicht blos eine zufällige Contractionserscheinung. Gleich dahinter nimmt das Lumen auf dem Querschnitt eine unregelmässige, halbmondförmige Gestalt an (Fig. 30), indem die untere Seite ein Halbkreis wird, und die dorsale Seite sich hervorwölbt. Ueber die histiologische Beschaffenheit dieses Theiles kann ich nichts mittheilen, da die Auskleidung des ganzen Abschnittes auf meinen Präparaten fehlt und nur eine Membran oder Muskelschicht, die dunkel gefärbt ist, noch übrig bleibt und erkennen lässt, dass die Wand in Falten geworfen ist (Fig. 30). Auf meinen Schnitten erscheint dieser Theil mit einem Inhalt, der vielleicht aus Speiseresten und Fetzen der Wand besteht. Weiter nach hinten ragt die Wölbung pfropfartig in den Canal hinein. Dieser Pfropf ist vielleicht der Rüssel, obwohl von geringer Ausdehnung. Er verschwindet bald; das Darmlumen wird zunächst rundlich; ändert aber bald wieder seine Gestalt, in der in Fig. 31 versinnlichten Weise. Es erscheinen nemlich zwei seitliche Hervorragungen, die den unteren Theil des Canales so verengern, dass er auf dem Querschnitt T-förmig wird. Oberhalb dieser Stelle liegt schon die enge Verlängerung des Magens (Fig. 31, Mg). Um die beiden Darmlumina liegt ein netzförmiges Grundgewebe, welches mit dem von ihm erfassten Darm einen kreisförmigen Raum mit scharfer Abgrenzung gegen die übrigen Körpertheile einnimmt. Ein ähnliches Gewebe umgibt die Penisscheide derselben Art, siehe unten. Noch weiter nach hinten wird der Darmcanal wiederum rundlich und biegt sich dann nach oben und geht in den Magen über (Fig. 32), der an dieser Stelle von beträchtlicher Weite ist. In den nun folgenden Schnitten kommt der grosse Magen. Die Mündung des Munddarmes (Rüsseltasche?) in den Magen liegt zwischen 2 und 3 mm. vor dem Penis.

Der Magen von Mesodiscus ist sehr gross und schickt einen engen Ast, wie oben erwähnt, nach vorn. Seine Wand ist in Falten gelegt.

Magenwand. Der Magen ist von einer ziemlich hohen Schicht (cf. Taf. XVII, Fig. 14, Mg.) ausgekleidet, die wahrscheinlich aus Cylinderzellen besteht und die auf Muskeln und Parenchymgewebe ruht. Graaf (Vortex, p. 377) sagt, die Zellen der Magenwand bei Vortex lemani „sind langgestreckt, spindelförmig und stets an der Stelle, an welcher sich der mit deutlichen runden Kernkörperchen versehene Kern befindet, bauchig aufgetrieben. Das basale Ende ist bald spitz, bald verbreitert und manchmal uneben, wie abgerissen. Der untere Theil der Zellen bis zum Kern ist von einem gleichmässigen, fein granulirten Protoplasma gebildet, während der obere, oft weit verlängerte Theil abgerundet endigt und eigentlich einem, aus dem Zellkörper herausragenden Schleimklumpen gleicht". Er fasst diese Gebilde als Becherzellen auf und glaubt, die in dem oberen Ende vorkommenden Körnchen als absorbirte Fetttröpfchen auffassen zu dürfen. Er hält die von Du Plessis[1]) beschriebene amoeboide Bewegungen zeigenden Darmzellen dieser Art für die abgebrochenen Enden der von ihm gefundenen Zellen. Keferstein (Seeplanarien, p. 21) spricht von rundlichen, nicht flimmernden Zellen; da er von einem Unterschiede zwischen den Epithelien des Magens und der Divertikel nicht spricht, so halte ich es für wahrscheinlich, dass die Angabe sich lediglich auf die Darmzweige bezieht. Ist diese Vermuthung richtig, so stimmt Keferstein mit Moseley. Davon später. Moseley (Landplanarians, p. 132) sagt von der Magenwand: „In the region of the mouth the lining of the main digestive tract consists of peculiarly rounded bodies arranged irregularly in rows at right angles to the surface and gathered into elongated groups so as to have a certain resemblance to the gastric glands of Vertebrates (Plate XV, Fig. 15). These rounded bodies are imbedded in a finely granular matrix". Aehnliches habe ich bei Mesostomum, Planaria, Dendrocoelum, Opisthoporus und Mesodiscus gefunden.

Bei Mesodiscus ist das Bild sehr scharf und deutlich. Die Dicke der Magenwand beträgt bei dieser Art etwa ein Siebentel des dorsoventralen Durchmessers des ganzen Thieres. In der oberen Hälfte der Schicht liegen grosse, runde oder ovale, bestimmt abgegrenzte Kolben (Taf. XVIII, Fig. 33, kb.). Diese Kolben bestehen aus Körpern, welche rundlicher Gestalt, ziemlich gleicher Grösse und vom Carmin dunkel gefärbt sind, und deswegen Kernen sehr ähnlich aussehen. Sie brechen das Licht in solcher Weise, dass sie häufig ein kleines Körperchen zu enthalten scheinen, wodurch die Aehnlichkeit mit Kernen noch erhöht wird. Die Entfernung der

[1]) Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Tom. XIII, p. 121.

einzelnen Körper von einander ist ihrem Durchmesser im Mittel gleich. Die Kolben sind von einander durch eine kaum gefärbte, undeutlich granulirte Substanz geschieden, die auch den unteren Theil der die Darmwand darstellenden Schicht bildet, indem Kerne in ihr auftreten, welche zahlreich, klein, schwach gefärbt und den Kernen des Parenchyms auffallend ähnlich sind. Diese Nuclei kommen vornehmlich nahe an der äusseren Grenze der Darmwand vor (Fig. 33). Man bemerkt ferner eine nicht sehr deutliche Streifung, die durch ihren ganzen Charakter an das Bild erinnert, welches man bei jedem Cylinderepithel zu Gesicht bekommt. Betrachtet man eine Stelle, wo eine Falte des Magens so lag, dass man auf dem Längsschnitt des Thieres einen Flächenschnitt der Magenwand erhielt, so findet man (Fig. 37) die Körnerkolben als Kreise wieder, woraus man ersieht, dass es sich um kugelige Haufen handelt. Die freie Oberfläche der Wand scheint von einer Schleimschicht überzogen zu sein, die von der hellen Substanz der Darmwand durch keine erkenntliche Grenze geschieden ist, obwohl sie ein anderes Aussehen hat.

Bei Opisthoporus kehren wesentlich dieselben Verhältnisse wieder. Die Körnerkolben nehmen aber fast die ganze Dicke der Wand ein und sind so dicht gedrängt, dass sie auf einem Querschnitt äusserst schwer zu erkennen sind. Ihre Anordnung liegt aber an den Stellen, wo die Darmzweige von dem Magen abgehen, klar zu Tage, da die Umwandlung der Structur der Darmwand beim Uebergang aus dem Hauptdarm in die Divertikel eine allmälige ist, indem die Kolben ihren gegenseitigen Abstand vergrössern, seltener werden und dann verschwinden. Das Bild wird an einer solchen Uebergangsstelle dem bei Mesodiscus gewonnenen so ähnlich, dass kein Zweifel an der Identität der beiden Gebilde zulässig ist. Im Magen selbst ist die helle, zwischen den Kolben hervortretende Substanz wenig deutlich. Sie kommt aber in dem äusseren Theil der Magenwand sehr klar zum Vorschein, und man sieht in ihr zahlreiche kleine blasse Kerne, gerade wie bei Mesodiscus.

Bei Stylochus sp.? liegen die Verhältnisse weniger klar. Es ist mir leider nicht gelungen, gut gefärbte Schnitte zu erhalten, um deswegen habe ich nur vermocht, eine obere körnelige und eine untere körnerhaltige Lage zu unterscheiden. Ich glaubte mehrmals Körnerkolben zu sehen, aber wegen der schwachen Färbung konnte ich mich von deren Existenz nicht überzeugen. Andere Male dachte ich grosse Kerne in der Mitte der Darmwand zu erkennen, erlangte aber auch darüber keine Sicherheit. Eine senkrechte Streifung war dagegen sehr deutlich (Taf. XVIII, Fig. 35).

Aehnliche Körnerkolben habe ich in Quetschpräparaten von Meso-

stomum und Planaria lugubris gefunden. Hiernach dürften diese eigenthümlichen Gebilde bei den Pharyngocoelen ziemlich allgemein verbreitet sein, obwohl sie allen Forschern bis zur neueren Zeit entgangen zu sein scheinen. Zuerst habe ich diese Gebilde als Drüsen aufgefasst. Ihre Function ist natürlich unbekannt. Da mir keine Drüsen bekannt sind, welche etwa mit den Körnerkolben zu vergleichen wären, und da ich um die Körner herum keine Zellengrenzen bemerkte, und folglich keine Berechtigung habe, die Körner als Kerne in Anspruch zu nehmen, so kann ich kein Urtheil hierüber fällen. Ist dagegen meine Vermuthung, dass der obere Theil der von Graaf bei Planaria (Vortex) lemani beschriebenen Darmzellen den Körnerkolben entspreche, begründet, so dürfte daraus geschlossen werden, dass man es nur mit eigenthümlich umgeformten Cylinderzellen zu thun habe. In solchem Falle bieten indessen die zahlreichen kleinen Kerne in der unteren Schicht der Magenwand eine Schwierigkeit, indem man von vorn herein weniger und grössere Kerne in so hohen Cylinderzellen erwartet. Nach Betrachtung des Baues der Divertikel werde ich hierauf zurückkommen.

Magentaschen. Die Darmzweige fehlen nur bei Vortex (Planaria) lemani du Plessis, einer in tiefen Seen vorkommenden Art, deren systematische Stellung keineswegs sicher ist, sonst sind die Divertikel sehr entwickelt und in einigen Fällen anastomosiren sie mit einander (Eurylepta argus, Quatrf. Thysanozoon etc.). Einfacher und weniger entwickelt sind sie bei Geodesmus Mecz. Bei Planarien dagegen sind sie mehrfach verästelt und von bedeutendem Lumen (Taf. XX, Fig. 58, Dendrocoelum). In anderen Fällen sind sie vielmehr blos enge Anfangsröhren des grossen Magens. Claparède (Hébrides, p. 145) sagt von Eurylepta cornuta in Bezug auf diese Röhren: „on doit les considérer comme un fois diffus". Max Schultze (Landplanarien, p. 19) hat für Geoplana Burmeisteri dieselbe Meinung ausgesprochen. Diese Ansicht ist indessen bis jetzt durch gar keine Beweise belegt.

Die Auskleidung besteht aus kernhaltigen Cylinderzellen, die eine kaum halb so hohe Schicht wie die eigentliche Magenwand darstellen. Die Körnerkolben kommen in den Anfangstheilen der Divertikel bei Mesodiscus und Opisthoporus vor. Vom Magen ausgehend werden sie allmälig seltener, bis sie ganz verschwinden. Die Zellen sind blass mit stark tingirtem Kerne. Da die Magentaschen schräg verlaufen und da ferner die Thiere beim Absterben sich unregelmässig zusammenziehen, so erhält man auf Quer- oder Längsschnitten des ganzen Thieres meistens nur schräge Schnitte der Divertikelwand, so dass man leicht verführt werden könnte, das Epithel für mehrschichtig zu erklären, wie ja Moseley (Land-

planarians, Pl. XV, Fig. 14) es bei Planaria torva abbildet. Auf meinen Schnitten habe ich überall in der Blindtaschenwand rundliche Tropfen und unregelmässige Stellen, beide von gelblicher oder röthlicher Färbung gefunden. Hierdurch wird die Verfolgung der einzelnen Zellen, besonders bei Mesodiscus, sehr erschwert, und ich gebe daher keine Abbildung. Bei Opisthoporus theilen sich die Zellen in grössere mit grösseren, und kleinere mit kleineren Kernen; diese sind häufiger. Die Kerne jener haben je ein oder zwei Kernkörperchen und die betreffenden Zellen sehen meistens blass aus, während die kleineren dagegen zahlreiche, stark lichtbrechende Körper der verschiedensten Grössen enthalten und sich durch diese Merkmale, wenngleich nur graduell von den grösseren Zellen, welche mehr Drüsen ähnlich aussehen, unterscheiden. Die Einschichtigkeit des Epithels tritt an den peripherischen Theilen der Schnitte häufig sehr deutlich hervor.

Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die zahlreichen Kerne im Magen, unterhalb der Körnerkolben auf die Anwesenheit eines einschichtigen Epithels von ähnlicher Structur wie desjenigen des Blindtaschenepithels zurückzuführen seien, weil man in dem Anfangstheil jedes Darmzweiges von Amphiporus, sobald die Körnerkolben so weit auseinander gerückt sind, dass das Zwischengewebe deutlich wird, in diesem Gewebe die Zellen schon erkennt.

Mecznikoff (Geodesmus, p. 444) behauptet, der Darm sei ein solider Eiweissstrang, ein Irrthum, welcher lediglich durch ungenügende Sorgfalt der Beobachtung bedingt ist. Er hat den Darminhalt als Eiweissstrang aufgefasst und die Darmwand nennt er einen Theil des Körperparenchyms. Lässt man Planarien zwei Tage in destillirtem Wasser hungern, so kann man sich von der Unrichtigkeit seiner Angaben leicht überzeugen. Ich betone diesen Punkt, weil Mecznikoff sich mit solcher Sicherheit geäussert hat, dass seine Nachfolger nur sehr zurückhaltende Aussprüche gethan haben, obwohl fast alle gegen ihn auftreten.

Rüssel. Durch den äusseren Mund gelangt man in die Rüsseltasche, welche gewöhnlich als eine Rückstülpung der äusseren Haut und Körperwand betrachtet wird. Der Rüssel ist wieder eine Hervorstülpung im Grunde dieser Tasche und ist unter zwei Formen bekannt; er bildet 1) ein cylindrisches oder tonnenförmiges Rohr, welches sich vom Grunde der Rüsseltasche erhebt; oder 2) ein der Länge nach gespaltenes Rohr, das seitlich an der Taschenwand angewachsen ist. Der Rüssel hängt also nach Art einer Ausstülpung in der Tasche herab. Ist der Rüssel einfach i. e. von der ersten Form, so verläuft die Tasche gerade nach dem Darme zu; ist er dagegen gespalten, so ist er in fast allen Fällen länger und mächtiger, als wenn einfach, und dem entsprechend wird die Rüsseltasche ein langer,

unterhalb des Magens ausgedehnter Sack, an dessen dorsaler Wand der Rüssel angewachsen ist. In diesem Falle erhält man auf Schnitten ein ähnliches Bild wie in der Fig. 14 (Taf. XVII), Pr. (Rüssel), PrT. Rüsseltasche von Opisthoporus.

Die erste Form des Rüssels kommt bei Planaria etc., bei Geodesmus und einigen Digonoporen vor. Die verschiedenen Lagen des Rüssels, entsprechend dem Bau des Magens, sind schon erwähnt (vergl. oben Magen). Er ist ein Rohr, an dessen äusseren und inneren Flächen Flimmerung beobachtet worden ist. Hieraus dürfte man auf die Anwesenheit eines Flimmerepithels schliessen, obwohl solches bisher nur bei Planaria und Dendrocoelum bekannt ist. Zwischen den beiden Epithelialschichten findet man Muskeln eingelagert, in einem netzförmigen, deutliche Kerne enthaltenden Grundgewebe. Die Muskeln sind erstens Längsfasern, welche einzeln durch die ganze Dicke der Wand vorkommen [1]) und auch eine besondere dünne Schicht gleich unter dem äusseren Epithel bilden; zweitens Ringfasern, die dicht an einander gedrängt eine mächtige äussere und starke innere Schicht bilden (Taf. XX, Fig. 52 und 53); drittens Radiärfasern, welche einzeln verlaufend in dem Raume zwischen den beiden Ringfaserschichten besonders deutlich hervortreten. Rundliche, körnige Drüsenzellen kommen zwischen den Radiärfasern zum Vorschein. Obige Angaben beschränken sich auf Vortex (Planaria) lemani du Plessis (Graaf) Rhynchodemus (Moseley), Planaria lugubris, und Dendrocoelum lacteum.

Bei den beiden letztgenannten Arten ist der Rüssel ein dickwandiges Rohr, dessen Oberflächen in- und auswendig von Epithelien überzogen sind, welche eine Cuticula und Basilarmembran erkennen lassen. Gleich unterhalb des Epithels der Aussenseite sieht man sehr deutlich die von mir als Basilarmembran aufgefasste Schicht. Dieselbe färbt sich stark mit Hämatoxylin oder Carmin, erreicht eine beträchtliche Dicke und sieht der Basilarmembran des Körperepithels sehr ähnlich. Ich weiss nicht, ob sie die Fortsetzung derselben sei oder nicht. Der mittlere grössere Theil des Rüsselrohres wird gebildet erstens von einem netzförmigen Grundgewebe, welches wesentlich dieselbe Structur zeigt, wie das Körperparenchym, und besonders deutlich auf mit Hämatoxylin gefärbten Querschnitten hervortritt; zweitens Muskeln; drittens von Zellen. Auf einem Querschnitt (Taf. XX, Fig. 52, Planaria lugubris, Fig. 53, Dendrocoelum) fallen zuerst die beiden Ringfaserschichten, eine äussere E. R. und innere J. R. und die zwischen

---

[1]) Nach Graaf Z. Z. XXV, Supp. p. 337 bei Planaria lemani nur in zwei Schichten gleich unterhalb des Epithels, innen und aussen.

beiden durchziehenden Radiärfasern ins Auge. Eine genauere Betrachtung lässt folgende Anordnung erkennen. Dicht unterhalb der äusseren Basilarmembran liegt eine äussere Längsschicht L. M., die aus einer einzigen (Planaria) oder wenigen (Dendrocoelum) Reihen von dicht gedrängten Fasern gebildet wird. Darauf folgt die dicke äussere Ringfaserschicht E. R., deren Fasern keinen kenntlichen Zwischenraum zwischen sich lassen. Zunächst kommt die Schicht der Radiärfasern Rad, die etwas von einander abstehend von der inneren Fläche zur äusseren ziemlich direct sich begeben, und folglich auf dem Querschnitt etwa wie die Speichen eines Rades angeordnet sind. Ausserdem kommen in diesem Theile noch Längsfasern vor, welche einzeln ihren Verlauf zwischen den Radiärfasern nehmen. Sie liegen so zahlreich an der Grenze der inneren Ringfaserschicht angehäuft, dass man fast von einer besonderen Längsschicht reden könnte. Zunächst findet man die inneren Ringfasern, die dicht an einander liegend, die innerste Muskelschicht bilden, die noch mächtiger ist, als die äussere Ringschicht. Besonders im Bereiche der Radiärfaserschicht kann man das Grundgewebe und die Zellen gut untersuchen, weil hier die Muskelfasern weniger dicht gedrängt sind. Die Zellen sind zwischen den Radiärfasern hauptsächlich in der äusseren Hälfte der Schicht gelagert. Sie sind rundlich oder oval, mit kleinen eccentrischen Kernen und einem körnigen Inhalt. Der Inhalt färbt sich mit Picrocarmin gelb, verliert aber diese Färbung, wenn die Schnitte eine viertel Stunde in Alkohol oder Wasser liegen. Man sieht auf Schnitten, die mit Hämatoxylin gefärbt sind, zahlreiche grössere ovale Kerne, wovon ein Theil wenigstens dem netzförmigen Grundgewebe angehört. Hin und wieder glaubte ich besondere runde Zellenleiber um einzelne dieser Kerne zu bemerken. Vielleicht hat man da ein weiteres histologisches Moment im Rüssel zu bestimmen.

Die zweite Form des Rüssels ist noch nicht genauer untersucht. Sie lässt sich morphologisch von der ersten Form ableiten in Folge der Beobachtung Claparède's (Ceylan, p. 16, Pl. Fig. 7), der bei Bipalium phebe einen cylindrischen Rüssel fand, welcher statt einer terminalen Oeffnung einen wellenförmigen Längsspalt zeigt und dem Spalt gegenüber an der Taschenwand angewachsen ist (Moseley). Der mit Bipalium eng verwandte Rhynchodemus hat einen Rüssel der einfachen Form. Moseley (Landplanarians, p. 131) sagt, dass, wenn seine Annahme von der Homologie des Spaltes bei der einen Art, mit der terminalen Oeffnung bei der anderen, richtig sei, so sei die Anordnung der Muskelschichten in den beiden Fällen identisch. Da er aber der Beschreibung der Muskulatur des Bipaliumrüssels kein Wort widmet, so können wir uns keine klare Vorstellung des Verhaltens bei dieser Form verschaffen. Ueber den feineren

Bau des Rüssels der zweiten Form besitzen wir nur die Angaben von Keferstein über Eurylepta cornuta. Er erwähnt dünne äussere und innere Längsmuskelschichten und eine central liegende dicke Ringmuskelschicht, eine feinkörnige Masse (Drüsenzellen) und rundliche Bindegewebszellen, ferner viele radiäre (sagittale, Keferstein) und zerstreute Längsmuskelfasern. Epithelien hat er nicht gesehen.

Der Rüssel von Opisthoporus erscheint auf dem Querschnitt als ein Pfropf (Pr Fig. 14), welcher von der dorsalen Wand eines unterhalb des Magens gelegenen Rohres, in dessen Lumen hineinhängt. Er reicht von etwa ein Millimeter hinter dem Gehirn bis zu dicht vor der Umbiegungsstelle des Vas deferens, i. e. bis zum hintersten Fünftel des Körpers, d. h. er nimmt mehr als zwei Drittel der ganzen Länge des Körpers ein. Durchmusterung der Schnittreihe lehrt uns, dass der Durchmesser des Rüssels von der Mitte aus nach vorn und hinten allmälig abnimmt (cf. Fig. 14 mit Fig. 12). Der Spalt ist unregelmässig gewunden und sehr tief und seine Wandungen sind vielfach gefaltet. Diese Eigenthümlichkeiten erschweren die Verfolgung des Spaltes dermassen, dass ich unterlasse, das Wenige, welches meine Bemühungen mich darüber gelehrt haben, mitzutheilen, weil ich keine Sicherheit habe erlangen können. Das Verständniss der histiologischen Structur haben meine Schnitte mir nicht geliefert — man sieht viele stark tingirte Punkte, welche in runden oder langgezogenen Gruppen angeordnet sind, und mich an die von Graaf beschriebenen Schlauchmuskel erinnerten. Ausserdem habe ich eine Anzahl kleiner schwachgefärbter Kerne unterschieden. Einen epithelialen Ueberzug habe ich weder am Rüssel, noch an der Wand seiner Tasche bemerkt.

Es ist unbekannt, in welcher Weise die Herausstülpung des Rüssels bewerkstelligt wird. Es liegen nur Vermuthungen hierüber vor. Mertens (Seeplanarien Pl. I, Fig. 3) bildet den ausgestreckten viertheiligen Rüssel von Planaria lichenoides ab und bemerkt, dass jeder der vier Arme sich unabhängig von den anderen zurückziehen kann.

Zerquetscht man eine lebende Planaria, so zerfällt der Körper; der Rüssel aber bleibt intact und bewegt sich sehr lebhaft einem Wurm ähnlich und führt peristaltische Bewegungen aus, welche nach meinen Beobachtungen nur durch Berührung mit einem zur Nahrung des Thieres passenden Körper ausgelöst werden. Ich habe häufig gesehen, dass der Rüssel die durch die Quetschung von ihm getrennten Körpertheile förmlich verschluckt, freilich nur, um sie hinten herauszuschleudern. Dieses auffallende Spiel rechtfertigt die Vermuthung, dass der Rüssel Reflexe auslösende Ganglienzellen enthalten müsse. Ich habe jedoch in meinen Präparaten trotz längeren Suchens keine nervösen Elemente im Rüssel gefunden.

Geschlechtsorgane. Die Genitalien liegen in der Leibeshöhle zwischen dem Darm und der Haut, gewissermassen in Kapseln des Körperparenchyms. Alle Pharyngocoelen (Rhabdocoelen und Dendrocoelen) sind Zwitter. Die männlichen sowie die weiblichen Organe bestehen aus: 1) keimbereitenden Drüsen, welche entweder gross und in der Ein- oder Zweizahl vorhanden, oder kleiner und zahlreich sind; 2) ausführenden Gängen, welche Erweiterungen und fernere Complicationen des Baues zeigen; und 3) Begattungsorganen, die gewöhnlich in einen Geschlechtsvorraum hineinhängen, in welchen die äussere Geschlechtsöffnung einführt.

Nach Schneider soll die häufige Copulation eine wesentliche Bedingung der Erhaltung der Gesundheit sein. (Geschlechtsreife, Mesostomum.) Sonstige allgemeine physiologische Beziehungen sind meines Wissens von Niemand hervorgehoben worden.

Geschlechtsantrum. Bei den Monogonoporen gibt es nur ein gemeinsames Antrum für beide Begattungsapparate, bei den Digonoporen dagegen sind die Vorräume getrennt und es liegt der weibliche hinter dem männlichen. Bei Mesodiscus, die einzige mir bekannte Ausnahme, ist die Lage umgekehrt. Die Antra sind als Einstülpungen der Epidermis aufzufassen. Man findet aber in den Epithelialzellen, welche diese Räume auskleiden, keine Stäbchen; die Wimpern werden beibehalten (Keferstein, Moseley etc. und der Verfasser). Die Drüsenzellen der Haut verschwinden, oder wenigstens sind sie noch nicht beobachtet.

Die Oeffnung des Antrums, resp. äussere Geschlechtsöffnung ist mit einem Sphincter versehen, der bei Opisthoporus aus Fasern der äusseren Längsschicht, dagegen bei Planaria lugubris, Mesodiscus und Dendrocoelum lacteum aus Fasern der Querschicht entstanden ist, indem der Verlauf derselben sich ändert. Bei den drei zuletzt erwähnten Formen geht der innere Theil der äusseren Querschicht und die innere Längsschicht des Körpers auf das Antrum über. Bei Opisthoporus gehen die zwei inneren der drei Bauchmuskelschichten auf das Antrum über. In beiden Fällen sind die Verhältnisse identisch — die Querschicht des Körpers bildet die Ringmuskulatur des Vorraums, — und die zu innerst liegende Längsschicht formt die Längsschicht des Antrums. Die Anordnung bei Mesodiscus habe ich schon eingehend beschrieben (p. 414).

Als Ausstülpungen dieses Raumes, welche bald mehr, bald weniger selbstständig sind, erscheinen die Penisscheide, der Uterus und ein bei mehreren Süsswasserplanarien vorkommendes accessorisches Organ. Diesen Theilen gegenüber wird das eigentliche Antrum häufig sehr klein.

Accessorisches Organ. Bei Planaria torva und polychroa, Dendrocoelum und Leptoplana tremellaris (Fig. 59 Acc) mündet

ein grosser muskulöser Blindsack in das Geschlechtsantrum. Der Sack ist birnförmig mit der Spitze, welche die Oeffnung seiner Höhlung trägt, dem Antrum zugekehrt (cf. Schmidt, Z. Z. X. Taf. X, Fig. 4 und 5). Der Kanal, im Innern zuerst eng, schwillt im erweiterten Theil des Sackes zu einem bedeutenden Raum an, in welchem man häufig einen körnigen Inhalt findet (cf. Fig. 59 Acc) und endigt blind. Bei Dendrocoelum lacteum ist der Canal von einem einfachen Cylinderepithel ausgekleidet und von einem dicken muskulösen Beleg umgeben (Fig. 59), dessen Fasern ein verwickeltes Geflecht bilden, welches dem am Penisbeutel (s. U.) sehr ähnelt. Dem Baue nach ist also das accessorische Organ entschieden keine gewöhnliche Drüse, wenn es überhaupt eine ist, wie Schmidt, Ulianin und Andere meinen, sondern seine physiologische Bedeutung ist ebensowenig bekannt, wie seine morphologische.

O. Schmidt beschreibt bei Polycelis cornuta zwei eigenthümliche Organe, die muskulös und hohl sind und in einer hinter der Geschlechtsöffnung gelegenen Einstülpung der Bauchfläche frei hineinhängen (Z. Z. X. p. 33).

Männliche Organe. Hoden. Diese Drüsen sind paarig. Man hat jedoch bei einigen Rhabdocoelen (Mesostomum obtusum und marmoratum) und bei den abweichenden Prostomeen nur einen unpaarigen Hoden gefunden (Max Schultze, Turbellarien p. 29). Die Hoden sind durch den Körper vertheilte mehr minder zahlreiche Bläschen. Die Dendrocoelen unterscheiden sich hierdurch von den Rhabdocoelen, die in der Regel zwei Hoden haben. Vorticeros pulchellum bietet die einzige mir bekannte Ausnahme. (Graaf, Z. Z. XXIV. p. 152.) Bei Bipalium und Rhynchodemus bilden die Hoden zwei seitliche Reihen von solcher Regelmässigkeit, dass Moseley von 24 oder 25 Hodenpaaren spricht. Diese einfache Anordnung erinnert an Eurylepta cornuta (Claparède, Hébrides, Pl. VII, Fig. 9 aa) und Gunda lobata (O. Schmidt, Corfu, p. 17).

Die Aushöhlungen im Körperparenchym, resp. die Theile der Leibeshöhle, in welcher die Hoden liegen, sind umgeben von einer feinen Schicht verdichteten Gewebes, die sich mit Carmin stark tingirt. Ausserhalb dieser Schicht folgt das gewöhnliche Körperparenchym, welches bei den Landplanarien (cf. Moseley p. 189) etwas freier von anderen Geweben ist, als bei den von mir untersuchten Arten. Da Moseley die Structur des Parenchyms nicht erkannte und folglich die Wandungen der Leibeshöhlenkapseln nicht richtig deutete, so fasste er den Raum, in welchem der Hode liegt, als Hodensack mit eigenen Wandungen auf. Ich habe nicht ermittelt,

ob der Hode wirklich eine besondere Membrana limitans habe. Ich unterschied in jeder Kapsel nur einen Haufen von Spermatozoen und Zellen.

Ueber die Entwickelung der Spermatozoen liegen sehr wenige Beobachtungen vor. Die ausgewachsenen Samenfäden bestehen aus einem Kopf, welcher sich mit Carmin stark färbt und das Licht stark bricht und aus einem langen Schwanz, der sehr fein und durchsichtig ist und im Leben lebhafte Bewegungen ausführen kann. Die Angabe von Oskar Schmidt, dass die Spermatozoen von Opisthostomum pallidum eine Verdickung in der Mitte haben, berichtigt Max Schultze dahin, dass der Schwanz kurz vor vollendeter Entwickelung in der Mitte spiralig gewunden ist. Die Entwickelung des Schwanzes ist eigentlich unbekannt. Nach den vorliegenden Beobachtungen erfolgt sie wahrscheinlich aus dem Protoplasma der Spermatoblastzellen. Die Köpfe entwickeln sich aus Kernen, die in Mutterzellen entstehen. Die Kerne verlängern sich allmälig und vollenden ihre Umwandlungen früher, als die Schwänze. Die einzelnen Kerne aus einer Mutterzelle können beisammen bleiben (Monocelis, Macrostomum hystrix Max Schultze, Landplanarien Moseley und Planaria ulvae Ulianin, Pl. III, Fig. 16. 17) oder einzeln liegen (viele Rhabdocoelen und Digonoporen). Die Verhältnisse sind noch genauer zu erforschen. Wenn die Kerne Haufen bilden, so sind ihre Umwandlungen leichter zu verfolgen und man bekommt Bilder, die an die von Salensky bei Amphilina und von mir bei Caryophyllaeus gewonnenen lebhaft erinnern.

Da die Form und die Umwandlungen einzelner Zellen auf Schnitten schwer zu verfolgen sind, und ich keine Isolationsmethode zur Untersuchung der Spermatoblasten angewendet habe, so kann ich Sicheres über die Entwickelung der Spermatozoen bei Mesodiscus oder Opisthoporus nicht mittheilen. Ich habe gesehen: 1) langgezogene Zellenkerne von bedeutender Grösse und ziemlich stark gefärbt (Taf. XVIII, Fig. 38 a von oben, b Seitenansicht), die aus einer Anzahl langer, dicht gedrängter Körper (Stäbchen) zusammengesetzt erschienen; 2) Gruppen von stark lichtbrechenden langen Körpern (Fig. 38 b), die sich hauptsächlich durch ihre bedeutendere Grösse von den die Kerne bildenden Stäbchen unterscheiden; 3) stark gefärbte, mehr oder minder gekrümmte Samenfädenköpfe (Fig. 38 c u. c′). Hiernach scheint es, dass jeder Kern in eine Anzahl von Spermatozoenköpfe zerfällt. Man findet in Einklang mit dieser Auffassung Hodenbläschen mit wenigen Spermatozoen und vielen Kernen und umgekehrt, wo die Spermatozoen zahlreich sind, finden sich nur wenige und blasse Kerne vor, darunter noch einige stark tingirte. Diese Befunde stimmen mit den Angaben früherer Forscher, andere Arten betreffend, überein.

Ausführungsgänge. Max Schultze (Z. Z. IV. p. 178, Skizzen) be-

schreibt feine Rohre, welche mit den Hodenbläschen in Verbindung stehen und sich dann zu zwei Hauptstämmen, Vasa deferentia, vereinigen. Moseley sagt mit Bezug auf die Landplanarien (l. c. p. 139), dass es eine Oeffnung auf der Innenseite jedes Hodenbläschens gibt, welche in das angeschwollene Ende eines der letzten feinen Verzweigungen der Vasa deferentia führt. Die Wandungen dieser Verzweigungen bestehen aus einem Cylinderepithel mit Basilarmembran. Nach Moseley scheint letztere sich in die feine Membran des Hodenbläschens fortzusetzen. Er hat keine Cilien in den Vasa deferentia überhaupt gefunden. Nach langem und mühevollem Suchen habe ich auf meinen Schnitten dünne mit den Hoden in Verbindung tretende Canäle gesehen.

Die von den Hoden entspringenden feinen Canäle vereinigen sich bald zu grösseren Stämmen, bis zwei seitliche Hauptgänge entstanden sind. Die Gänge beiderseits sind gewöhnlich stark erweitert, und da sie zur Zeit der Geschlechtsreife gewöhnlich mit Samen strotzend gefüllt sind, so sind sie zweckmässig Vesiculae seminales genannt worden. Die Samenblasen liegen bei den Landplanarien hinter den Hoden. Sie sind kurz und gewunden (cf. Moseley, Landplanarians, Pl. XII, Fig. 3 v. d.). Bei den Seeplanarien erreichen diese Organe eine bedeutendere Entwickelung. Bei Leptoplana tremellaris (Keferstein, St. Malo, Seeplanarien, Pl. I, Fig. 1 v. d.) und L. alcinoi (O. Schmidt, Corfu, Turbellarien, p. 8, Pl. I, Fig. 1) vereinigen sich die beiden Gänge hinten zu einer Schleife. Es fehlen den Vesiculis besondere muskulöse oder sonstige Verdickungen der Wandungen. Eine epitheliale Auskleidung existirt aller Wahrscheinlichkeit nach bei allen Formen, obwohl ich sie bisher nur bei Dendrocoelum lacteum gesehen habe. Die Epithelzellen sind niedrig und haben grosse Kerne. Auf meinen Querschnitten von Opisthoporus (Taf. XVII, Fig. 14 v. d.) sind die grossen Lumina der Samenblasen mit Spermatozoen prall gefüllt. Die Schwänze der Samenfäden bilden gebogene Züge, indem sie sich parallel aneinander legen, wie ich auch bei Mesodiscus beobachtet habe.

Wenn die Canäle sich vereinigen, bevor sie in den Penisbeutel münden, so bilden sie eine blasige Anschwellung mit starken muskulösen Wänden (Leptoplana alcinoi, O. Schmidt, Corfu, Pl. I, Fig. 1 e, vielleicht Eurylepta aurita, Claparède, Annél. Hébr., Pl. VII, Fig. 9 und 10, Mesodiscus und Prosthiostomum [Ulianin]); cf. Taf. XIX, Fig. 43, Erweiterung von Mesodiscus — Längsschnitt. Die von Oskar Schmidt bei Planaria olivacea abgebildete muskulöse Erweiterung (Corfu, Taf. II, Fig. 5 d) scheint ein Theil des Penisbeutels und nicht ein dem hier beschriebenen Gebilde entsprechendes Organ zu sein. Von der

hier besprochenen Anschwellung verläuft bei den betreffenden Arten ein kurzer, verhältnissmässig enger Gang gerade oder geschlungen zum Penisbeutel. (Cf. unten.)

Auch wenn die Samengänge getrennt münden, verengern sie sich erst, bevor sie in den Beutel übergehen.

Penisbeutel. Das obere stark muskulöse, oft angeschwollene Ende des Penis habe ich so benannt, um das Stück mit einem nichtssagenden Namen zu belegen. Es liegt im Parenchym, oberhalb der Penisscheide, wo der Penis sich ansetzt, oder hängt bisweilen ein wenig in die Scheide hinein, in diesem Falle einen Theil des eigentlichen Penis bildend. Von der Ansatzstelle des Penis setzt sich der Canal und die Muskulatur desselben weiter auf den Beutel fort. Das Lumen des Ganges bleibt zuerst klein, indem die Muskulatur je nach der Art mehr oder weniger entwickelt wird. Bei den darauf untersuchten Arten ist diese gewöhnlich sehr mächtig (cf. Taf. XVI, Fig. 7—10, Opisthoporus). Weiter zurück erweitert sich der Gang oder es folgt sogar häufig eine blasige Erweiterung, die mit verschiedenen Namen belegt worden ist. Ich wähle für den engeren Theil die Bezeichnung Hals, für den blasigen Beutelblase, obwohl die Erweiterung bisweilen (z. B. Rhynchodemus, Moseley, Landplanarien p. 142) nur eine mässige oder kleine Auftreibung ist. Die Samenleiter münden in die Blase. Bei Planaria lugubris, O. Schmidt (Z. Z. X. Pl. III, Fig. 5 h), setzt sich der Gang nach Aufnahme der beiden Samenleiter selbstständig fort und führt in einen mit körnigem Inhalte gefüllten an dem Beutel anliegenden Raum ein. Cf. unten p. 436, Planaria gonocephala, O. Schmidt. Die Muskulatur dieser Erweiterung stellt ein Fasergekröse dar (Taf. XVI, Fig. 8), welches in einigen Fällen eine Dicke erreicht, die den Durchmesser des Organs dem verticalen Durchmesser des Körpers fast gleichbringt (Opisthoporus, Taf. XVI, Fig. 10, Planaria etc.). In anderen Fällen zeigt die Muskelschicht eine weniger riesige Entwickelung, jedoch immerhin eine starke. Die Fasern verlaufen nach allen Richtungen, die queren Ringfasern überwiegend. Inwendig ist der ganze Canal von einem nicht sehr hohen, schimmernden Cylinderepithel ausgekleidet.

Zur Bildung des Penisbeutels tragen bei Opisthoporus eigenthümliche Drüsen bei. Bei dieser Art ist der Penis nach hinten gerichtet. Der Gang desselben setzt sich nach vorn durch das Parenchym fort, um den Beutel zu bilden; er gabelt sich aber bald in der Weise, dass zwei seitliche und ein mittlerer Canal gebildet werden. Letztgenannter ist der Samengang und verläuft durch den muskulösen Beutel gerade hindurch bis zur Umbiegungsstelle, wo er erst nach unten, dann nach hinten wieder

umbiegt. Cf. Taf. XVI, Fig. 5—12. Die zwei seitlichen Aeste (cf. Taf. XVI, Fig. 5 und 6) sind die Anfänge der zu besprechenden Drüsenschläuche, deren sie durch Verzweigung sechs bilden, die kreisförmig um den Samencanal gruppirt sind und (cf. Fig. 10) nach vorne blind endigen. Eine von hinten nach vorn gehende Querschnittsserie gibt folgende Reihe von Bildern. Zuerst kommt die Ansatzstelle des Penis (Taf. XVI, Fig. 4); darauf folgt die Theilung (Fig. 5), in Folge dessen zwei seitliche Schläuche entstehen; dann die vollendete Theilung (Fig. 6); zunächst vier Drüsencanäle (Fig. 7), dann fünf (Fig. 8), dann sechs (Fig. 9) und schliesslich ein Schnitt mit nur fünf Schläuchen und eine deutlich zu erkennende Stelle, die die angeschnittene Wand des blinden Endes des sechsten Ganges (Fig. 10) darstellt. Auf den folgenden Schnitten endigen dann noch vier Schläuche blind, dann fehlen aber leider einige Schnitte aus der Reihe. Man darf aber wohl annehmen, dass sämmtliche Drüsen blind endigen.

Die Muskelschicht, welche die Drüsen und den Samengang umgibt, nimmt an Dicke nach vorn allmälig zu. Diese Eigenthümlichkeit, verbunden damit, dass die sieben Canäle selbstverständlich viel Raum einnehmen (cf. Fig. 10), bedingt, dass der vordere Theil des Organs fast den doppelten Durchmesser des hinteren oder Anfangstheiles erreicht. Nach einer Lücke in der Schnittreihe findet man, dass das Gebilde wiederum kleinere Dimensionen angenommen hat, und dass nur ein Gang (Fig. 11 P. B.) desselben Baues wie der centrale Canal der vorangehenden Schnitte übrigbleibt. Es ist der Samengang. Sein Lumen ist etwas grösser, vielleicht darum, weil eine der gewöhnlichen Beutelblase entsprechende, in den fehlenden Schnitten sich befindende Erweiterung sich allmälig verjüngt, und nur die Verjüngung in dem vorliegenden Schnitte getroffen worden ist. An demselben Schnitt liegt unterhalb des besprochenen Gebildes ein ähnliches Organ, resp. Gang umgeben von einem Muskelgekröse (Fig. 11 ca.). Einige Schnitte weiter (Fig. 12) biegt der obere Gang nach unten, und der untere nach oben, und gehen die beiden in einander über. Mit anderen Worten: der Samengang biegt sich nach unten und dann nach hinten; dabei nimmt seine Muskulatur allmälig ab. Verfolgt man den unteren Schenkel nach hinten, so findet man, dass der muskulöse Beleg bald verschwindet, und dass der Canal bald nachher sich gabelt; die Aeste enthalten Spermatozoen. Ich habe die weiteren Verzweigungen nicht genau verfolgt.

Die Muskeln, welche diesen complicirten, langgezogenen Beutel umgeben, bestehen zum grössten Theile aus Ringfasern, zum Theil aber auch aus Längs- und schrägen Fasern. Zwischen den Fasern sieht man Kerne, ob der Fasern oder des dazwischenliegenden Parenchyms habe ich nicht bestimmt. Der Samengang ist von einem niederen Flimmerepithel aus-

gekleidet. Eine feine, überall gleich dicke Schicht von mit Carmin dunkel gefärbten Fasern zieht, einem Gerüst gleichend, zwischen den einzelnen Schläuchen durch und um sie herum (cf. Fig. 10). Diese Fasern bilden erstens einen Ring, der sämmtliche Drüsen von den Muskeln trennt; und einen zweiten Ring, der den centralen Canal von den Drüsen scheidet; drittens endlich Dissepimente, welche die Drüsen auseinander halten und vom inneren zum äusseren Faserring strahlenförmig verlaufen. Das Lumen der Drüsenschläuche ist mehr oder minder ein deutliches Dreieck (Fig. 10) mit abgerundeten Winkeln und enthält eine feinkörnige Secretmasse. Die Wandungen bestehen aus hohen Cylinderzellen, die sehr schwer zu erkennen sind, und zwar in Folge der Anwesenheit zahlreicher, sehr dunkel gefärbter, stark lichtbrechender Körnchen, welche besonders an der inneren (freien) Peripherie der Zellen angehäuft sind, und gerade wie die Körnchen des Secrets aussehen. Ueber die functionelle Bedeutung dieser Drüsen kann ich nichts sagen.

Bei Stylochus sp? aus Triest folgt der grosse Beutel mit breiter Höhlung und riesiger Muskulatur gleich auf den hörnigen, spitzen ungeheuern Penis. Bei den Süsswasserplanarien Dendrocoelum lacteum und Planaria lugubris ist die Beutelblase ungewöhnlich gross; die Muskelschicht derselben aber lange nicht so entwickelt, wie am Halse des Beutels.

Penis. Das männliche Begattungsorgan ist ein cylindrisches oder conisches Rohr mit einer Oeffnung auf seiner Spitze. Es hängt frei in der Penisscheide. Die Grösse des Penis ist nach der Art sehr verschieden. Am kleinsten habe ich ihn bei Mesodiscus gefunden (Taf. XIX, Fig. 39), am grössten bei Planarien (Taf. XX, Fig. 56). Er ist in- und auswendig von einem niederen Cylinderepithel überzogen, welches, wenigstens im Innern des Ganges, flimmert. Die Wand des Penis enthält zahlreiche Muskelfasern, welche in einem parenchymatösen Grundgewebe eingebettet sind, — ähnlich dem Rüssel. Ist der Penis conisch, so trägt er eine dicke äussere Cuticula von horniger Consistenz (Stylochus sp? aus Triest, Mesodiscus, Leptoplana alcinoi, Prosthiostomum Ulianin), oder ist wie ein cylindrischer Penis beschaffen.

Ueber die Muskulatur enthält nur die Abhandlung von Moseley eingehende Angaben, welche sich auf Bipalium beziehen. Seine Schilderung legt dieselbe Anordnung dar, welche ich bei Dendrocoelum lacteum, Planaria lugubris und Opisthoporus gefunden habe. Ich gebe daher eine auf diese vier Formen passende Beschreibung, ohne jedoch sagen zu wollen, damit sei ein allgemein gültiges Bild entworfen. Man findet namentlich eine äussere und innere Ringfaserschicht und zwischen beiden radiäre

Muskel untermischt mit Längsfasern. Bei Planaria lugubris bilden die zwei ziemlich deutlichen Längsschichten eine äussere und eine innere (Taf. XX, Fig. 56 Pe.), an dem äusseren resp. inneren Theil der Querschicht angrenzend. Bei Bipalium ist die Schichtung weniger deutlich, bei Opisthoporus gar nicht zu erkennen. Nur die inneren Längs- und Ringfasern setzen sich als muskulöser Beleg auf den Beutel fort. Die äussere Ringschicht dagegen mit den ihr anliegenden Längsmuskeln biegt sich an der Ansatzstelle des Penis um und geht in die Muskelschicht der Penisscheide über. Demnach stellen die Muskeln des Penis zwei Züge dar, der eine von der Scheide herstammend, der andere vom Penisbeutel. Denke man sich den Penis durch eine Hervorstülpung der Wand der Penisscheide entstanden, so würde man genau die geschilderte Anordnung haben. In diesem Falle stellen die Radiärfasern des Penis die Sagittalmuskeln des Körpers dar. Es wäre ferner zu erwarten, dass die innere Ringschicht an der Spitze des Penis in die äussere übergehe, und dass die Längsfasern an derselben Stelle sich umbiegen. Ob diese Annahme richtig sei, habe ich nicht erforscht. Die zwei Schichten des Canals, i. e. die inneren, gewinnen in der Nähe der Basis des Penis das Uebergewicht; ihre Fasern vermischen sich und es entsteht durch weitere Veränderungen in dem Verlaufe der einzelnen Fasern das für den Penisbeutel charakteristische Gekröse.

Ich muss hier noch hinzufügen, dass ich den Vergleich, den Oskar Schmidt (Z. Z. XI. p. 29) zwischen Planaria gonocephala und Dendrocoelum lacteum zieht, für unrichtig halten muss, und dass der Theil, den er mit h in seiner Abbildung (Z. Z. X. Taf. IV, Fig. 4) von Pl. gonocephala bezeichnet, nicht dem Penis, sondern dem Penisbeutel von D. lacteum entspricht, und viel eher mit dem abgesonderten Theile des Beutels bei Planaria olivacea (cf. oben und O. Schmidt, Z. Z. XI. Taf. II, Fig. 5 d) zu vergleichen sein dürfte. Beobachtungen, die ich an meinen Querschnitten gemacht habe, scheinen mir die Frage ausser Zweifel zu stellen.

Formen mit Widerhaken auf der Spitze des Penis sind bekannt (Planaria nausicaae O. Schmidt, Stylochus sp? Polycelis nigra etc.).

Ein Flagellum ist bei Dendrocoelum lacteum bekannt (cf. O. Schmidt, Z. Z. XI. p. 29). Es kann handschuhfingerartig umgestülpt werden. Ich habe es auch gesehen, aber nicht besonders untersucht.

Penisscheide. Der Raum, in welchem der Penis liegt, ist mit dem Namen Scheide zu belegen und nicht mit Vorraum oder Antrum zu verwechseln, da die beiden Räume, obwohl ursprünglich Theile einer Tasche, bei der Mehrzahl der Formen getrennt sind, und sogar bauliche Verschiedenheiten zeigen. Bei den Monogonoporen findet man bekanntlich nur eine äussere Geschlechtsöffnung, die in ein Geschlechtsantrum führt, in

welches alle Geschlechtsorgane einmünden. Bei den Formen dieser Abtheilung mündet die Penisscheide auf der vorderen Seite des Antrums und erstreckt sich gerade nach vorn, in Folge dessen zeigt der Penis nach hinten. Die Scheide erscheint bei Planaria gonocephala (O. Schmidt, Z. Z. X. Taf. IV, Fig. 4) als eine blosse Ausstülpung des Vorraums. Bei den Digonoporen gelangt man durch die männliche Oeffnung zuerst in das Antrum und weiter gehend in die Scheide, deren Form je nach der Art verschieden ist. Ihre eigenthümliche Gestalt bei Mesodiscus kann man aus der Abbildung ersehen (Taf. XIX, Fig. 40).

Die Muskulatur besteht aus einer inneren Ringschicht und äusseren Längsschicht, die wahrscheinlich die Fortsetzungen der zwei Muskelschichten des Antrums sind. Die Scheide ist ausgekleidet von einem Cylinderepithel, das mit dem des Penis und des Antrums continuirlich ist. (Cf. Taf. XVI, Fig. 4, Querschnitt durch die Ansatzstelle des Penis von Opisthoporus, und Taf. XIX, Fig. 40, Längsschnitt der Scheide von Mesodiscus).

Bei Mesodiscus zeigen die mit dem Begattungsorgan in Verbindung stehenden Theile Abweichungen, die eine besondere Schilderung nöthig machen. Der grosse annähernd cylindrische, schräg nach hinten steigende Vorraum (Taf. XIX, Fig. 39, V′) führt in die Penisscheide, deren Form aus der Abbildung (Fig. 40) am besten zu ersehen ist. In ihr liegt der auffallend kleine, spitze Penis P. Dieser ist mit einer dicken Cuticula versehen und von einem Gang mit körnigem Inhalte durchsetzt. Am Ende des ersten Drittels dieses Ganges, von der Spitze aus gerechnet, münden zwei kleinere Gänge (Fig. 40 c.c.), die auf dem abgebildeten Schnitte nur mit Mühe zu verfolgen sind. Alle drei Gänge treten aus dem Penis und nehmen einen gewundenen Verlauf nach vorn. Daher habe ich den Verlauf auf meinen Schnitten nicht genau verfolgen können. Die zwei kleineren Gänge führen wahrscheinlich in zwei grosse übereinander liegende muskulöse Blasen. Der mittlere und grössere Gang ist weniger schwierig zu verfolgen. Er geht an den obenerwähnten Blasen seitlich vorbei (cf. Taf. XIX, Fig. 41, Querschnitt durch die zwei Blasen) und endigt weiter nach vorn in eine Erweiterung mit riesiger Muskulatur (Fig. 43). Die drei Blasen zeigen wesentlich denselben Bau. Die Aushöhlung der beiden kleineren ist rund (Fig. 42), der grösseren (Fig. 43) oval, langgezogen und steht mit einem Gang in Verbindung, der die Wand der Blase durchbricht (Fig. 42) und mit dem uns schon bekannten Gang vom Penis identisch ist. Die Aushöhlungen und die Gänge sind von einem Flimmerepithel ausgekleidet. Von der grossen Blasse gehen ausserdem noch zwei Gänge vom vorderen Theile zuerst schräg nach hinten rechts und links ab. Sie biegen bald nach vorn um, werden weiter und

sind mit Spermatozoen gefüllt; sie sind also die Samenleiter und die Blase ist die oben p. 432 erwähnte.

Die Anordnung erinnert an Prosthiostomum Ulianin (cf. Ulianin, Pl. VII, Fig. 2). Von beiden Gattungen kann man sagen, die Samenleiter münden in eine muskulöse Blase, die einen Canal abgibt, der bis zur Spitze des Penis verläuft. Von dem Penis gehen zwei Gänge aus, die in zwei muskulösen Erweiterungen blind endigen. Diese Erweiterungen hält Ulianin für Drüsen; dem Baue nach wird diese Deutung unmöglich. Die Homologie dieser Theile bleibt unerklärt. Man könnte vermuthen, erstens, dass die grosse Erweiterung dem muskulösen Sack entspreche, der an der Vereinigungsstelle der Vasa deferentia bei einigen Arten (vide p. 432) vorkommt, und dass die beiden Nebenblasen eine Umformung des Penisbeutels darstellen; oder zweitens, dass alle drei Blasen durch eine Umwandlung des Penisbeutels entstanden seien u. s. w. Das zur Entscheidung dieser Fragen nöthige Material ist noch nicht gesammelt.

Bei Opisthoporus (Taf. XVI, Fig. 4) und Mesodiscus (Taf. XIX, Fig. 39) sind die Penisscheide und Nachbartheile des männlichen Ausführungsapparates von ganz freiliegendem Parenchymgewebe umgeben, welches von keinem anderen Gewebe (etwaigen Muskeln) durchkreuzt wird, und dadurch von den übrigen Theilen des Körpers scharf abgesetzt ist. Aehnliches habe ich bei den Süsswasserformen gefunden. Es erinnert dieses an die Abbildung von Prosthiostomum, die Ulianin (Taf. VII, Fig. 2 a) gegeben hat.

Nebendrüsen. Mit dem männlichen Apparate in Zusammenhang stehen häufig Drüsenzellen (Dendrocoelum lacteum O. Schmidt, Z. Z. XI. Taf. IV, Fig. 10; Planaria gonocephala O. Schmidt, Z. Z. X. Taf. IV, Fig. 4; Mesodiscus, Opisthoporus). Schneider (p. 26) widerspricht den Angaben von Schmidt und behauptet ganz mit Unrecht, dass die Eiweissdrüse, die Keferstein bei Seeplanarien fand, dasselbe, wie die Schmidt'schen Penisdrüsen sei (cf. unten). Bei Dendrocoelum lacteum sind die betreffenden Drüsenzellen (Taf. XIX, Fig. 46) unregelmässig spindelförmig; sie sind so gerichtet, dass ihre Längsachsen annähernd parallel mit den Samenleitern, in deren Nähe sie vorkommen, liegen (cf. die Abbildung von Schmidt). Der Zelleninhalt ist feinkörnig und lässt nur undeutlich den in der Mitte der Zelle gelegenen ziemlich grossen Kern erkennen, der mit einem Kernkörperchen versehen ist. Bei Mesodiscus habe ich in der Nähe der Penisscheide rechts und links kleine Haufen von runden Zellen gesehen, die wegen ihrer schwachen Färbung wenig hervortraten. Ich halte sie vermuthungsweise für Nebendrüsen des männlichen Apparates.

Bei Opisthoporus sind in der Nähe des Penis und seiner Scheide unzählige Drüsenzellen angehäuft (Taf. XIV, Fig. 4 Dr). Die Zellen sind mehr oder weniger birnförmig, mit der Spitze nach der Bauchseite des Thieres gerichtet (Taf. XIV, Fig. 4). In dem runden Ende ist der Inhalt feinkörnig und mit Carmin stark gefärbt, so dass der in ihm liegende Kern wenig hervortritt. Dieser Theil der Zelle ist ziemlich scharf geschieden von dem unteren spitzen Ende, welches ganz blass und durchsichtig ist. Die Contouren der Zellen sind scharf und man darf wohl eine Membran annehmen. Diese Zellen verbreiten sich von hinter der äusseren Oeffnung des männlichen Antrums bis zu der Umbiegungsstelle des Penisbeutels und von der Mitte des Körpers um die freiliegende parenchymatöse Umgebung der Penisscheide aus, nach beiden Seiten etwa ein Viertel der Entfernung bis zum Rande des Körpers hin (cf. Taf. XVI, Fig. 4 und Taf. XVII, Fig. 14).

Weibliche Geschlechtsorgane. Es ist mir leider nicht gelungen, eine auch nur einigermassen befriedigende Reihe von Anhaltspunkten für die allgemeine Beschreibung der weiblichen Genitalien zu gewinnen, indem die Verschiedenheiten des Baues bei den einzelnen Gattungen noch nicht auf eine gemeinsame Grundform zurückzuführen sind. Man dürfte wohl eine Homologie der Theile für alle Plattwürmer annehmen; die Darlegung dieser Homologie ist aber noch nicht möglich, weil wir noch nicht wissen, wo die Schale des Eies bei den Dendrocoelen gebildet wird, und ferner, weil dieser Gruppe eine Vagina fehlt. Hierauf zurückzugreifen, werden wir im dritten Abschnitte Gelegenheit finden.

Eierstöcke. Die Ovarien sind entweder paarig und liegen zwischen dem Munde und Gehirn, wie bei den Süsswasser- und Landplanarien (Max Schultze, Z. Z. IV. und in Carus' Icones zootomicae, Pl. VIII, Fig. 18 ov; O. Schmidt, Z. Z. XI. p. 18 und an anderen Stellen; Moseley, Landplanarians p. 136), oder sie sind sehr zahlreich und durch die dorsale Hälfte des Körpers oberhalb der ventralwärts gelegenen Hoden vertheilt. (Max Schultze, Würzburg. Verhandl. Bd. IV. 1854, p. 222, und Z. Z. IV. p. 182. Schmidt, Z. Z. X. und XI. Keferstein, Seeplanarien.) Vielleicht sind paarige Eierstöcke für die Monogonoporen, vielfache für die Digonoporen charakteristisch.

Die Eierstöcke liegen in Kapseln, gerade wie die Hoden. Die Kapseln, wie sonst alle Aushöhlungen im Parenchym, sind von einer verdichteten, sich mit Carmin stark färbenden Schicht umgrenzt. Das umgebende Parenchym liegt ziemlich von anderen Geweben befreit, etwa wie in den Balkensträngen, aber, wohl bemerkt, ohne Veränderung seines Aussehens, wie in den Strängen (s. unten). (Taf. XVII, Fig. 19. Cf. Moseley p. 136.) Die

Sagittalmuskeln weichen aus, um für die Kapseln Platz zu machen (Fig. 19). Moseley hat ein Bild gesehen, welches ihn vermuthen lässt, dass die Ovarien von einem Epithel überzogen sind. Keferstein (St. Malo, Seeplanarien, p. 27) hebt ausdrücklich hervor, dass die Ovarien von einer Membran umschlossen sind. Ich vermuthe, dass er die Grenzschicht der Kapseln gesehen, und für eine Membran gehalten hat.

Die eigentlichen Ovarien bestehen wesentlich aus Eiern in verschiedenen Stufen der Entwickelung. Die Entstehung der Zellen, welche sich in die Eizellen umformen, ist unbekannt. In allen Fällen liegen die unentwickelten Eier im oberen und peripherischen, die ausgebildeten dagegen im unteren und mittleren Theile der Eierstöcke. (Moseley, Landplanarien, p. 137. O. Schmidt, Z. Z. XI. p. 18. Cf. auch Taf. XVII, Fig. 19.) Die Zellen sind zuerst klein und rund, werden dann grösser und es bleiben Zellenleib und Kern dabei feinkörnig, wie im Anfang. Der Kern wird dann hell, das Kernkörperchen tritt deutlicher hervor und man kann nunmehr von Keimbläschen und Keimfleck reden, da diese beiden Bestandtheile des werdenden Eies von jetzt an nur noch grösser werden, d. h. keine weiteren sichtbaren Veränderungen durchlaufen. Während das Ei weiter wächst, verliert das Protoplasma allmälig sein feinkörniges Aussehen, indem gelbe Tröpfchen, die wie Fett aussehen, auftreten. Moseley sagt: „*The ovum becomes enclosed in a capsule with a transparent area between it and the capsular wall.*“ Aehnliches habe ich nicht gesehen. Keferstein (St. Malo, Seeplanarien, p. 27) hebt besonders hervor, dass die reifen Eier keine Kapseln haben. Bei den Seeformen lag der Kern eccentrisch (Fig. 19) und war von feinkörnigem Dotter umgeben, indem der fetthaltige Theil des Dotters auf den entgegengesetzten Pol beschränkt war. Denselben Entwickelungsvorgang kennt man bei den Rhabdocoelen (Max Schultze, Turbellarien).

Moseley beobachtete (Landplanarien p. 137) bei den Landplanarien, mit besonderer Deutlichkeit bei Rhynchodemus, zwischen den Ova Fasern mit anliegenden Spindelzellen. Bei anderen Verfassern habe ich ähnliche Angaben nicht gefunden.

Ausführungsgänge. Der Zusammenhang der Eileiter mit den Eierstöcken ist von Max Schultze und Keferstein genau beschrieben worden. Moseley theilt mit, dass bei den Landplanarien die Eiergänge mit einer Erweiterung an der Seite des Eierstockes unmittelbar in denselben einmünden.

Die Eileiter sind ausgekleidet von einem Cylinderepithel, das auf einer deutlichen Basilarmembran ruht und inwendig mehr oder minder lange, nach dem Uterus zu gerichtete Flimmerhaare trägt. Dieses Epithel hat er bis

zum Eierstock, wo es plötzlich aufhört, verfolgt. Es ist die Fortsetzung des Epithels des Uterus resp. Antrums. Nach Keferstein (cf. seine Abbildung Seeplanarien Taf. I, Fig. 1 ut) gehen die Eileiter bei Leptoplana vorne in einander über und bilden so eine Schleife, ähnlich den Samenleitern bei derselben Art. Keferstein belegt diese Theile mit dem Namen Uterus, wie ich erwähnen muss, um Verwechselungen zu vermeiden. Sein Receptaculum seminis entspricht dem Theil, den ich Uterus nenne. Der ganze Verlauf des Eileiters ist meines Wissens nur bei den Landplanarien mit genügender Sorgfalt verfolgt worden (Moseley, Landplanarien, p. 137). Die Eileiter münden entweder direkt in den Uterus (Digonoporen und Rhynchodemus und Bipalium unter den Monogonoporen), oder es kommt nicht zur Bildung eines eigentlichen Uterus, sondern die Eileiter münden unmittelbar in das Antrum ein (die meisten Monogonoporen).

Uterus. Der sogenannte Uterus ist eine Ausstülpung des Antrums, die entweder unabhängig von den Eileitern ist (Planaria, Dendrocoelum), oder mit denselben in unmittelbarem Zusammenhang steht. Im ersten Falle ist der Uterus ein Blindsack mit langem Halse, dessen Form aus den Abbildungen von O. Schmidt und M. Schultze zu ersehen ist (Z. Z. XI. Taf. IV m und u). Das blinde Ende stellt eine kolbige Anschwellung dar. Taf. XX, Fig. 59 Ut gibt einen Querschnitt vom Halse des Uterus wieder und zeigt das hohe Cylinderepithel, das den Gang auskleidet und mit dem Epithel des Antrums und der Endanschwellung des Uterus continuirlich ist, obwohl seine bedeutende Höhe ihm ein anderes Aussehen leiht. Am kolbigen Ende des Uterus bildet der dünne Muskelbeleg ein Fasergeflecht von ähnlicher Anordnung, wie am Penisbeutel; am Halse dagegen sind die Muskeln deutlich in eine innere Ringschicht und äussere Längsschicht geschieden, wie am Antrum.

Wenn die Eileiter nicht in das Antrum, sondern unmittelbar in den Uterus einmünden, so ist dieser ein von einem flimmernden Cylinderepithel ausgekleideter Raum, der von einer inneren Ring- und äusseren Längsmuskelschicht umgeben ist. Beide Schichten sind die Fortsetzungen der gleichnamigen Schichten des Antrums (s. oben). Er zeigt bei den einzelnen Arten grosse Verschiedenheiten in der Form. Bei Stylochus sp? aus Triest ist er inwendig wellenförmig gefaltet. Bei Mesodiscus geht von dem Vorraum (cf. Taf. XIX, Fig. 47 Ut) aus ein Canal, welcher, gerade emporsteigend, in einen erweiterten Raum führt. In diesen Raum münden seitlich die beiden Eileiter. Bei den Landplanarien steigt der drehrunde Uterus von der Geschlechtsöffnung senkrecht empor, biegt dann nach einer kurzen Strecke rechtwinkelig nach vorn um und nimmt beide Oviducte auf (Moseley, Landplanarians, p. 140). Bei Leptoplana alcinoi

(O. Schmidt, Z. Z. XI. p. 8) ist der untere Theil des Uterusganges mehrfach geschlängelt und ausgebuchtet, der obere Theil aber stark erweitert; die Ausführungsgänge münden in das obere Ende des geschlängelten Theiles; von der Erweiterung aus geht ein langer enger Gang, der in einer muskulösen Anschwellung blind endigt; letztgenannten Theil nennt Schmidt Samenhälter. Eine Erweiterung des oberen Theiles des Uterus kommt bei vielen Seeformen vor (cf. Quatrefages, Planariés, und Schmidt, Leptoplana tremellaris, Z. Z. XI. Pl. I, Fig. 5 k) und erinnert an die gestielte Form des Uterus bei den Süsswasserplanarien. Abweichend ist das Verhältniss bei Gunda lobata (Oskar Schmidt, Z. Z. XI. p. 17), indem ein Theil des Uterus, dem Penis ähnlich, frei hängend in den Vorraum hineinragt.

Bei Opisthoporus ist der Uterus ein langes Rohr, das als die unmittelbare Fortsetzung des beinahe senkrecht emporsteigenden Vorraums erscheint (Taf. XVI, Fig. 1). Er verläuft sanft steigend bis an das basale Ende des Penis, und wendet sich dann nach oben, um in den kleineren, dorsalen, rückwärts laufenden Schenkel überzugehen. Dieser gibt einen seitlichen Canal ab und endigt hinten blind. Ein Querschnitt (Taf. XVI, Fig. 1) durch den Vorraum zeigt den Anfang des Uterus, und darüber liegend den dorsalen Schenkel (Ut′) desselben. Auf einem Querschnitt (Fig. 2) durch die Oeffnung der Penisscheide (V) hat der Uterus (Ut), der allmälig an Durchmesser gewinnt, seine grösste Weite erreicht; seine Wand ist inwendig in Falten geworfen; die Zellen des auskleidenden Epithels sind hoch, ihre freien Enden abgerundet, etwa wie in der Uteruserweiterung bei Dendrocoelum; der dorsale Schenkel (Ut′) hat seinen Durchmesser nicht verändert. Noch weiter nach vorn zu wird der Uterus kleiner, der Schenkel grösser, bis beide von beinahe gleichem Durchmesser werden. An einer Stelle geht ein Canal seitlich vom Schenkel ab, ich habe ihn nicht genauer untersucht. Ein Schnitt (Fig. 3) durch die Umbiegungsstelle zeigt, wie die beiden Uterusschenkel in einander übergehen.

Es ist noch nicht bekannt, ob der Uterus bei den Formen, wo er die beiden Eileiter aufnimmt, morphologisch identisch sei oder nicht mit dem sogenannten Uterus bei den Formen, wo der so bezeichnete Theil in keinem unmittelbaren Zusammenhange mit den Eileitern steht; z. B. Dendrocoelum. Die morphologische Gleichheit derselben dürfte vielleicht demonstrirbar sein, weil die Thatsache, dass die Eileiter bisweilen nicht in den oberen, sondern mittleren Theil des Uterus einmünden, es möglich macht, dass die Mündung bei einigen Formen bis in den Vorraum gerückt sein könnte, und damit würde die Trennung des Uterus von den Eileitern erklärt sein.

Eifutterstöcke. Max Schultze (Skizzen, Z. Z. IV. p. 186) fand die

sog. Dotterstöcke, für die ich die neue Bezeichnung Eifutterstöcke einführen möchte, getrennt von den Keimstöcken. Er sagt l. c.: „Die Dottermasse findet sich in zwei dendritisch verzweigten Schläuchen im Körper vertheilt"; wie Siebold[1]) auch angibt. Schultze (Würzb. Verhandl., 1853, p. 222) berichtigte diese Angabe einige Monate später dahin, dass bei Thysanozoon und Polycelis (Quatrefages) die Dotterstöcke von den Keimstöcken nicht getrennt seien. Keferstein erwähnt die Futterstöcke überhaupt nicht. Moseley hat sie nicht finden können. Die beiden letztgenannten Verfasser haben, wie schon oben erwähnt, im Körperparenchym zerstreute Drüsenzellen gefunden. Es ist mir wahrscheinlich geworden, dass Beide die Eifutterstöcke verkannt haben, weil ihre Beschreibungen der Drüsen genau auf die betreffenden Eifutterstöcke passen, wie sie mir auf meinen Schnitten anderer Arten entgegengetreten sind. Oskar Schmidt (Dendrocoelum, Gratz, p. 28) bestätigte die späteren Angaben von Schultze, behauptete aber später, dass die Futterstöcke den Planarien mit zwei Geschlechtsöffnungen abgingen. Van Beneden (Composition de l'Oeuf, p. 66) sagt von seinen eigenen Beobachtungen: *„Elles confirment en tous points celles de mes devanciers"*. Er erwähnt aber nur die Angabe von Max Schultze, dass der Dotterstock von den Ovarien bei den Seeplanarien nicht getrennt sei, und citirt Keferstein, der keinen Futterstock fand; daher ist zu schliessen, dass er auch keine Dotterstöcke gesehen hat. Moseley (Landplanarians p. 137) fand bei Bipalium neben dem Eierstock eine kleine zellige Masse, wovon er meint: *„it may represent a yolk gland in a rudimentary condition."* Er hat sie bei einigen Exemplaren nur undeutlich, bei anderen gar nicht gefunden. Die einzige Erklärung dieses Gebildes, die ich darbieten kann, ist die Vermuthung, dass Moseley eine Anhangsdrüse des weiblichen Apparates vor sich gehabt habe.

Bei Opisthoporus dehnen sich die Futterstöcke von der Gegend des Gehirns bis über die Geschlechtsöffnungen hinaus. Auf einem Querschnitt sieht man, dass sie auf die Umgebung des Magens beschränkt sind, und in den seitlichen Theilen des Körpers fehlen (Taf. XVII, Fig. 14. Man kann die zerstreuten Theile des Dotterstockes erkennen, da sie dunkel gezeichnet sind). Sie bestehen aus Zellen, die nicht einen zusammenhängenden Haufen bilden, wie bei den Cestoden und Trematoden, sondern mehr oder weniger durch Parenchymgewebe und Muskeln aus einander gehalten werden (Taf. XIX, Fig. 48). Das gewonnene Bild ist also genau das, das man bekommen muss, wenn die Futterstöcke wirklich in der von Schultze

---

[1]) Handbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., Bd. I.

gefundenen Weise verzweigt sind. Die einzelnen Zellen sind gross und lassen nur selten den Kern deutlich erkennen. Einige Zellen haben einen sehr feinkörnigen, die meisten aber einen grobkörnigen Inhalt. In diesem Falle ist der Zellenleib viel dunkler gefärbt als in jenem. Die einzelnen Körner sind stark lichtbrechend. Zwischen den fein- und grobkörnigen Zellen findet man Zwischenstufen; vermuthlich hat man es mit verschiedenen Entwickelungsstadien zu thun.

Bei Mesodiscus sind die Verhältnisse denen bei Opisthoporus ganz ähnlich; da aber die Gallertdrüse auch verzweigt und auch dunkel gefärbt ist, so ist die Unterscheidung der beiden Drüsen auf Querschnitten, wo sie durch einander zerstreut sind, sehr schwierig. Auch bei Planaria lugubris und Dendrocoelum lacteum haben die Eifutterstöcke ungefähr dieselbe Verbreitung und dasselbe Aussehen wie bei Opisthoporus.

Aus Obigem geht hervor, dass man bei mehreren Formen die Eifutterstöcke übersehen hat, und damit wird die Berechtigung geliefert, ihre allgemeine Anwesenheit anzunehmen. Immerhin bleiben unsere Kenntnisse äusserst mangelhaft. Nach der Analogie mit den übrigen Plathelminthen ist die Entdeckung zu erwarten, dass einzelne Eifutterzellen sich ablösen, und dass mehrere eine (bisweilen mehrere) Eizellen umgeben. In der That enthalten die sogenannten Eier der Planarien Futterzellen um eine Eizelle angeordnet, eine Thatsache, die ich bisher nirgendwo erwähnt gefunden habe.

Einahrungsgänge (Dotterstockgänge). Diese Bestandtheile des weiblichen Apparates finden bei Max Schultze (Zool. Skizz.) Erwähnung, sonst aber nirgendwo. Moseley beschreibt Verzweigungen der Oviducte, die mit den Ovarien in keiner unmittelbaren Beziehung stehen; er hat vielleicht die Einahrungsgänge gesehen, aber nicht erkannt, weil er den Nahrungsstock nicht unterschied. Bei diesem Mangel an Beobachtungen ist es unmöglich, auch nur zu vermuthen, wo die Produkte der Einahrungsstöcke mit den Eizellen zusammentreffen. Max Schultze (Zool. Skizz.) sagt nur, dass die Gänge der beiden „Dotterstöcke" in den Uterus führen, wo die „Dottermasse mit einer Anzahl von Eikeimen sich vereinigt und von der Eischale umgeben wird". Es bleibt aber unklar, ob „Uterus" bei ihm den Theil bedeutet, den ich als Uterus bezeichnet habe.

Ich habe leider keine eigenen Beobachtungen mitzutheilen. Aus obigen dürftigen Angaben erklärt sich der fast völlige Mangel an befriedigenden Aufschlüssen über die Nahrungsstöcke und Gänge, wie über die Eibildung bei unseren Thieren.

Eier. Ich mache hier noch einmal darauf aufmerksam, dass die sogenannten Eier eine harte, meist dunkelgefärbte Schale haben und eine oder mehrere Eizellen, und aller Wahrscheinlichkeit nach, auch mehrere

Nahrungszellen enthalten. Sie entsprechen also nicht den einfachen Eiern der meisten Thiere, sondern genau denen der Cestoden und anderer Plattwürmer [1]).

Von einem Unterschied zwischen den Sommer- und Wintereiern, entsprechend dem, welchen Schneider für die Rhabdocoelen (Plathelm. p. 37 ff. behauptet, ist nichts bekannt.

Gallertdrüse. Bei einigen Formen (Mesodiscus und nach Keferstein, Seeplanar. p. 27 bei Leptoplana tremellaris, Eurylepta argus und cornuta) ist eine grosse Drüse bekannt, welche um die weibliche Geschlechtsöffnung herum liegt, und wahrscheinlich die gallertige Umhüllung der gelegten Eier liefert. Sie besteht aus langen verzweigten Fäden mit feinkörnigem Inhalt. Bei Mesodiscus ist die Drüse sehr gross. Taf. XIX, Fig. 39 Gdr. Sie reicht von dicht vor dem männlichen Antrum bis weit über den Saugnapf nach vorne hinaus. Bei der versuchten Durchfärbung des ganzen Thieres drang Carmin nicht weit in die Drüse ein. So weit sie aber reichte, war die Färbung so intensiv, dass ich keine Structur unterscheiden konnte; man vergleiche Taf. XVIII, Fig. 36, Gdr. In dem centralen ungefärbten Theil glaubte ich hin und wieder runde Zellen mit centralem Kern zu sehen.

Gehirn. Nach den übereinstimmenden Angaben fast sämmtlicher Forscher, die sich mit den Pharyngocoelen beschäftigt haben, besteht es aus einem, im vorderen Körpertheile gelegenen Ganglion, von welchem aus Nerven nach verschiedenen Seiten, aber vorzüglich sehr starke Nervenstämme nach hinten ausgehen. Bei den Landplanarien hat Moseley (Landplan. p. 143) keine Ganglienzellen und nur undeutliche Fasern in dem von früheren Verfassern „Gehirn“ genannten Theile ausfindig machen können. Bei Dendrocoelum lacteum und Planaria lugubris habe ich in meinen Schnittreihen vergebens nach unverkennbaren nervösen Elementen gesucht. An der Stelle des Gehirnes habe ich nur eine wenig gefärbte körnelige, kaum faserig zu nennende Masse gefunden, die bei Dendrocoelum einen viel grösseren Raum einnahm, als bei Planaria. Die Masse bildet zwei seitliche Anhäufungen, die durch einen engeren Theil mit einander verbunden sind. Von abgehenden Strängen habe ich nichts entdecken können. Diese Befunde entsprechen Moseley's Beschreibungen von den Landplanarien. Somit ist man berechtigt anzunehmen, dass das Ge-

---

[1]) Die Eier der Süsswasserplanarien können kleine Formveränderungen zu Stande bringen. Man vergl. Taf. XX, Fig. 54 A, erste Form eines Eies von Planaria lugubris und 54 B, zweite Form desselben Eies, acht Minuten später. Sind diese Bewegungen amöboide?

hirn, wenn das eben besprochene Gebilde überhaupt nervöser Natur ist, bei den Monogonoporen keine höhere Entwickelung erlangt.

Bei den genauer untersuchten Digonoporen tritt uns das centrale Organ des Nervensystems in unzweideutiger Gestalt entgegen. Folgende Beschreibung bezieht sich auf Leptoplana tremellaris (cf. Keferstein, Seeplanar. St. Molo, p. 22 ff. und Moseley, Landplan. p. 143), Mesodiscus und Opisthoporus. Das Gehirn liegt in einer Parenchymkapsel, die wie sonst von einer sich dunkel färbenden Parenchymschicht begrenzt wird (Taf. XVIII, Fig. 24 und 25). Es besteht aus einer centralen Fasermasse, in welcher die einzelnen Fasern Züge von unbekannter Anordnung bilden. Einzelne Züge treten aus dem Gehirn durch die Kapsel heraus und stellen die Anfänge der Nerven dar. Im peripherischen Theile des Gehirnes (cf. Taf. XVII, Fig. 20) liegen grosse und kleine Ganglienzellen, welche eine birnförmige Gestalt zu haben scheinen. Der Kern der grossen Zellen ist blass, scharf contourirt, mit einem sehr deutlichen dunklen kleinen eccentrischen Kernkörperchen; der Kern der kleinen Zellen dagegen ist granulirt mit helleren Räumen zwischen den nicht zahlreichen Körnern; ich habe in ihm kein Nucleeolus gesehen. Ueber den Verlauf der Nerven habe ich fast nichts zu sagen, muss aber erwähnen, dass zwei starke nach hinten verlaufende Nervenstämme für viele Digonoporen angegeben worden sind. Ich habe lange, aber vergebens nach ihnen bei den von mir untersuchten Arten gesucht. Nach Besprechung der Balkenstränge werde ich hierauf zurückkommen.

Das Gehirn ist gewöhnlich mit zwei mehr oder minder weit nach hinten ragenden Lappen versehen, wie aus der Betrachtung zweier Querschnitte verschiedener Höhe hervorgeht (Taf. XVIII, Fig. 24 und 25). Oskar Schmidt (Dendrocoel. Gratz.) „glaubte" einige Male eine doppelte, einen Darmsack umschliessende Commissur zu sehen. Von vorn herein möchte ich die Richtigkeit dieser Beobachtung bezweifeln.

Sinnesorgane. Max Schultze fasst die Stäbchen als Sinnesorgane auf (siehe oben). Keferstein (Seeplan. Malo, p. 24) und Ulianin vermuthen die Existenz von Tasthaaren. Man hat ferner dem vorderen Körperende ein besonderes Tastvermögen zuschreiben wollen. Otolithen sind bei Dendrocoelen unbekannt, scheinen aber bei vielen Rhabdocoelen vorzukommen. Wimpergruben sind ebenfalls nur bei Rhabdocoelen bekannt; ob sie aber überhaupt zu den Sinneswerkzeugen zu rechnen sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Ausgedehnte Untersuchungen in diesem Capitel würden wahrscheinlich reichlich belohnt werden.

Keferstein (Seeplanarien, Malo) spricht von zwei Körnerhaufen, welche bei Leptoplana tremellaris dicht vor dem Gehirn liegen.

Aehnliche Gebilde habe ich bei Opisthoporus gefunden; ein Querschnitt eines solchen ist Taf. XVII, Fig. 23 abgebildet. Die Körner sind gross, meistens vierseitig, aber abgerundet und schwach röthlich. Der Haufen ist unregelmässig mit einem Hohlraum, in den Fasern, vom Gehirn stammend, hineinlaufen. Ueber die Natur dieser Gebilde wage ich keinen Ausspruch zu thun.

Augen. Es liegen an der Rückenfläche des vorderen Endes kleine Pigmentbecher, deren offene Enden nach oben gerichtet sind, Taf. XVII, Fig. 21. Diese Pigmentbecher sind bei den Digonoporen gewöhnlich ziemlich zahlreich, und sind in Gruppen angeordnet, die von systematischer Wichtigkeit sind. Bisweilen sind sie weniger zahlreich (z. B. Diplonchus, Cephalolepta) oder fehlen ganz (Typhlolepta). Einige Monogonoporen haben zahlreiche Augen, die meisten dagegen nur ein Augenpaar. Wenn die Becher zahlreich sind, so findet man häufig grosse und kleine (z. B. Leptoplana, Prosthiostomum, Mesodiscus).

Unsere Becher liegen unter der Körperwand, treten bisweilen in die Muskulatur ein, doch wie es scheint, nie an oder durch die Epidermis. Sie sind wahrscheinlich Augen. Bei Planaria haben sie eine flache Gestalt, bei den Digonoporen dagegen haben sie die Form von langgezogenen, an beiden Enden abgerundeten Cylindern (Fig. 21 Oc.), deren jeder von einer einzigen Lage dicht beisammen liegender Pigmentkörner umgrenzt ist (Taf. XVII, Fig. 22). Die Körner sind denen, welche die Pigmentirung des Rückens bedingen, vollkommen ähnlich (cf. oben Pigment). Die Pigmentschicht lässt das obere Ende des Bechers offen; man sieht somit, wenn man das Thier von oben betrachtet, in die Augen hinein, und der helle Inhalt setzt sich gegen das Pigment ab, und das Aussehen widerlegt die Angabe mehrerer Forscher, dass die Augen mit einer Linse, d. h. einem lichtbrechenden Körper versehen seien. Keferstein aber beschreibt (Seeplanar. p. 25) eine besondere, aus Zellen bestehende Linse. Der ganze Inhalt der Becher ist, soweit meine Präparate reichen, eine helle Substanz, in der ich keine Structur erkannt habe. Von einer wirklichen Linse habe ich gar keine Spur gesehen. Nach Mecznikoff soll bei Geodesmus der Augenbecher von sechseckigen Pigmentzellen umgeben sein, und ferner soll dieselbe Art Augen mit Linsen, die aus Stäbchenkörpern bestehen, haben.

Keferstein (Seeplan. p. 24), Moseley (Landplan. p. 145), Schmidt (Dendrocoel. Gratz. p. 27) und Graaf wollen Nerven beobachtet haben, die mit den Augen in Verbindung stehen. Sie sagen aber nichts über die Histologie oder den Ursprung der betreffenden Fasern; wir sind daher auch nicht gezwungen, diese Angaben ohne Weiteres anzunehmen.

Balkenstränge. Ich komme jetzt zur Besprechung einer Structur, die

eine weite, vielleicht allgemeine Verbreitung unter den Plathelminthen hat. *Sommer* und *Landois* (Z. Z. XXII, p. 49) fanden bei *Botriocephalus latus* seitliche Stränge, die den Körper der Länge nach durchziehen und auf dem Querschnitt einen spongiösen Bau zeigen, d. h. sie sind aus feinen Balken und Blättchen zusammengesetzt. Die Verfasser hielten diese Stränge für die Wassergefässe, die sie bei den reifen Proglottiden sonst nicht finden konnten. *Salensky* (Z. Z. XXIV) fand bald nachher ähnliche Stränge bei *Amphilina*, die er auch für Wassergefässe erklärte, indem er sich auf *Sommer* und *Landois* stützte und gleichfalls eigentliche Wassergefässe vermisste. Um ungefähr dieselbe Zeit erschien die Abhandlung von *Moseley*, der ebenfalls (Landplan. p. 132) die Balkenstränge und keine Wassergefässe bei den Landplanarien, *Dendrocoelum* und *Leptoplana* fand. Gleich *Salensky* schloss er sich der *Sommer'schen* Auffassung an. *Nitsche* (Z. Z. XXIII, p. 195) wies dann aber nach, dass diese Organe bei *Taenia* neben dem wirklichen Wassergefässe vorkommen und stellte die Vermuthung auf, dass man es mit besonderen, allen Forschern bisher entgangenen Organen zu thun habe. Dieser Ansicht muss ich vollkommen beipflichten. *Moseley* baute auf Grundlage dieser Entdeckungen vor der Publication der Nitsche'schen Abhandlung eine weitgehende und geistreiche Hypothese der Entstehung der Vasculärräume überhaupt, durch allmälige Durchlöcherung und Aushöhlung des Parenchyms auf.

Ich habe die Befunde Nitsche's und Moseley's bestätigen können. Bei *Taenia* wird das Bild auf Querschnitten oft dadurch undeutlich gemacht, dass zwischen den Balken eine feinkörnige Masse (geronnene Flüssigkeit?) vorkommt; häufig aber ist das nicht der Fall. Auf guten Präparaten kann man leicht ersehen, dass die Balken der Stränge in die Verästelungen der Körperparenchymzellen übergehen. Bei *Dendrocoelum* kann kein Zweifel darüber aufkommen, dass die Stränge von Parenchymzellen gebildet werden, die sich von denen des gewöhnlichen Parenchyms nur dadurch unterscheiden, dass sie mit anderen histiologischen Elementen nicht untermischt sind. Bei *Opisthoporus* (Taf. XVII, Fig. 14) und *Mesodiscus* durchziehen die zwei Stränge den ganzen Körper und geben Aeste ab, die bis zu den seitlichen Rändern des Körpers verlaufen. Das ganze System ist auf die ventrale Hälfte des Körpers beschränkt und wird an vielen Stellen von Muskeln durchsetzt, so dass man auf dem Querschnitt häufig mehrere kleinere Stämme, die auf jeder Seite beisammenliegen, statt zweier grosser Stämme vor sich hat. Das von den Balken gebildete Maschenwerk ist ausserordentlich fein. Ich habe mich nicht vergewissern können, ob die Balken mit denen des Parenchyms zusammenfliessen. Ferner habe ich keine Kerne in

den Strängen gesehen. Durch die Vergleichung von Quer- und Längsschnitten ersieht man, dass die Zwischenräume in der Richtung der Längsachse der Stränge ausgezogen sind. Bei Caryophyllaeus mutabilis liegen ausserhalb der Wassergefässe, also an der Stelle, wo bei Taenia die Balkenstränge vorkommen, zwei Räume, in welchen das Parenchymgewebe ziemlich oder ganz frei von anderen Elementen ist. Man könnte also meinen, dass man es bei diesem Bandwurm mit der ersten Andeutung der Balkenstränge zu thun hätte.

Aus den obigen Mittheilungen darf man wohl schliessen, dass die Entstehung der betreffenden Organe durch eine eigenthümliche Umwandlung des Körperparenchyms an beschränkten Stellen gedacht werden muss. Die Bedeutung der Stränge bleibt aber noch räthselhaft.

Nach Moseley sollen vom Gehirn Fasern in diese Stränge übergehen und bald unkenntlich werden. Man darf aber mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten, dass die zwei nach hinten gehenden Nervenstämme, die so vielfach erwähnt worden sind, weiter nichts als die Balkenstränge sind, weil: 1) diese bei allen genau untersuchten Arten ohne Ausnahme die Stellen, die sonst die Nerven einnehmen sollen, ausfüllen, und 2) weder Moseley, noch Keferstein noch ich auf unseren Querschnitten die geringste Spur von zwei nervösen Längssträngen gesehen haben. Dieser Schluss nimmt eine bedeutende Stütze der Gegenbaur'schen Auffassung der Entstehung der Bauchganglienkette der höheren Würmer weg. Hiervon im dritten Abschnitt.

Wassergefässe. Viele Forscher beschreiben ein Wassergefässsystem; Max Schultze äussert sich in seiner vorläufigen Mittheilung (Zool. Skizz. p. 187), betreffend die Süsswasserplanarien mit grosser Bestimmtheit dahin, dass diese Würmer zwei leicht erkennbare, mit Wimperlappen versehene Hauptstämme haben, die hinten eine nicht contractile Erweiterung bilden, die nach aussen mündet. Dieses haben spätere Beobachter (Claparède, Schmidt, Keferstein, Moseley) nicht bestätigen können. Ich habe lange, aber vergebens danach gesucht. Da diejenigen, die sich mit dieser Frage abgegeben haben, entweder Gefässstämme und keine Nervenstämme, oder Nervenstämme und keine Gefässstämme beschreiben, so wird es wahrscheinlich, dass längere Stränge bald für Nerven, bald für Gefässe gehalten worden sind. Da nun die einzigen Stränge, die eine sorgfältige Untersuchung entdeckt, die Balkenstränge sind, so können wir die Vermuthung nicht abweisen, dass die Balkenstränge allein vorkommen, und dass die Wassergefässe in Wirklichkeit nicht existiren. Ich muss indessen hervorheben, dass die Wimperläppchen, die Viele in den Wassergefässen beobachtet haben, durch diese Hypothese nicht erklärt werden. Die be-

hauptete Mündung nach aussen könnte auf einer optischen Täuschung beruhen. Hoffentlich werden weitere Untersuchungen das Dunkel dieser Fragen bald erhellen [1]).

Querschnitt von Opisthoporus. Um späteren Forschern den Weg zu erleichtern, will ich an dieser Stelle eine kurze Beschreibung eines Querschnittes aus der Mitte des Körpers von Opisthoporus einschalten. Die Abbildung eines solchen ist in Fig. 14, Taf. XVII. Der Schnitt hat die allgemeine Form einer Spindel von unregelmässiger Gestalt; durch die Pigmentschicht Pg kann man die Rückenseite von der Bauchseite leicht unterscheiden. Die einschichtige Epidermis fehlt gewöhnlich an vielen Stellen, häufig überhaupt. Die dicke dunkelgefärbte Basementmembrane umzieht den ganzen Schnitt, die Begrenzung bildend an den Stellen, wo die Epidermis abgefallen ist. Auf der Rückenseite unterscheidet man zwei Muskelschichten, eine dicke äussere Längs- und eine innere Querschicht; auf der Bauchseite drei Schichten, wovon die mittlere aus Querfasern besteht, die beiden anderen aus Längsmuskeln. In der Mitte des Schnittes hängt ein grosser Pfropf Pr (Rüssel) in einem grossen Lumen, der durchschnittenen Scheide herab. Oberhalb desselben liegt der kreisrunde Magen Mg bei dieser Form sehr klein. Rechts und links von diesen Organen und nicht sehr weit nach der Seite reichend, liegen dunkel gefärbte körnelige Zellen, Bestandttheile des „Dotterstockes" N. St. Mehr seitlich liegen dorsalwärts die Eierstöcke Ov, die durch die auffallenden Eier, mit stark lichtbrechenden Keimbläschen deutlich bezeichnet sind, und ventralwärts die Hoden Te, die grösser als die Ovarien sind. Zwischen dem Rüssel und den Geschlechtsdrüsen liegen die Vasa deferentia v. d. mit Spermatozoen gefüllt. An verschiedenen Stellen unter den anderen Organen sieht man die durchschnittenen Darmzweige, die durch ihre eigenthümliche Auskleidung und ihren Hohlraum leicht zu erkennen sind. Endlich bemerkt man rechts und links vom Rüssel, gleich oberhalb der ventralen Muskulatur helle Räume B. str, die lange übersehenen Balkenstränge.

Schnitte aus anderen Theilen des Körpers oder von anderen Arten zeigen manche Verschiedenheiten in den einzelnen Theilen, doch bleibt die allgemeine Anordnung, soweit meine eigenen Beobachtungen reichen, in allen Fällen wesentlich dieselbe.

---

[1]) Wenn man eine Planaria zerquetscht, sieht man zahlreiche blasse Zellen (Taf. XIX, Fig. 49). Sind diese vielleicht Blutscheiben, etwa den Lymphkörperchen der höheren Würmer vergleichbar? und haben wir ein Kreislaufsystem noch kennen zu lernen?

II. Untersuchte Arten.

1. *Mesostomum.*
2. *Planaria lugubris* (O. Schmidt).
3. *Planaria nigra.*
4. *Leptoplana tremellaris* (Keferstein).
5. *Stylochus?* sp. aus Triest.

6. *Mesodiscus inversiporus nov. gen. et sp.* Von dieser Art habe ich zwei Exemplare aus Triest erhalten. Sie ist jedenfalls mit der Gattung Prosthiostomum (Ulianin) sehr nahe verwandt, es scheint mir aber zweckmässig, sie vorläufig zu trennen. Das Thier misst etwa 16 mm. der Länge, 3 mm. der Breite nach. Es ist nur schwach pigmentirt. Die kleinen Augen bilden einen Halbkreis am vorderen Rande des Kopfes; die grösseren zwei etwas unregelmässigen Gruppen über und vor dem Gehirn, welches gross und mit zwei Lappen versehen ist. Der Mund liegt vorn (Fig. 1 M.), durch ihn gelangt man in ein Rohr, welches zu dem Magen führt. Dieser ist sehr gross, dehnt sich weit nach hinten aus und schickt einen engen Ast nach vorn und gibt Seitentaschen ab. In der Mitte der Bauchseite liegt der Saugnapf und dicht hinter ihm, zuerst die weibliche, dann die männliche Geschlechtsöffnung, also nach umgekehrter Reihenfolge, wie bei den gewöhnlichen Dendrocoelen. Die Hoden und Eierstöcke stellen zahlreiche Bläschen dar, diese liegen in der dorsalen, jene in der ventralen Hälfte des Körpers. Der weibliche Vorraum ist klein, in seiner Nähe liegt eine grosse Gallertdrüse. Der Uterus steigt vom Vorraum gerade durch diese Drüse empor und endigt mit einer Erweiterung, von welcher aus Gänge nach rechts und links abgehen. Die Einahrungsstöcke sind sehr entwickelt. Das männliche Geschlechtsantrum ist gross und steigt schräg nach hinten. Der Penis ist klein, conisch und hat eine dicke Cuticula; von ihm gehen drei Canäle aus, wovon der mittlere grössere in einen muskulösen Sack führt, in welchen die Samenleiter münden. Die zwei anderen Gänge führen ebenfalls in muskulöse Erweiterungen, welche den Schmidt'schen Nebensamenblasen bei Prosthiostomum ähnlich sind. Die Hautmuskulatur bildet auf der Bauchseite eine äussere Quer- und eine innere Längsschicht, auf der Rückenseite dagegen eine äussere Längs-, mittlere Quer- und innere Längsschicht.

7. *Opisthoporus tergestinus Nov. gen. et. sp.* Ich habe mehrere Exemplare aus Triest erhalten. Die Form ist mit Leptoplana eng verwandt. Das Thier ist 13—14 mm. lang und etwa 3 mm. breit und auf dem Rücken ziemlich stark pigmentirt, aber ohne besondere Zeichnungen. Die Augen liegen über dem Gehirn und bilden zwei seitliche, langgezogene

Gruppen; die kleineren Augen meist vorn, die grösseren hinten; eine ähnliche Anordnung derselben ist bei Leptoplana bekannt. Das Gehirn ist gross und zweilappig. Vor ihm liegen zwei eigenthümliche, unregelmässige Haufen von röthlichen Körnern. Der Mund ist vermuthlich in der Mitte des Körpers gelegen. Der Magen ist ein langes, verhältnissmässig enges, annähernd cylindrisches Rohr. Der Rüssel ist ungeheuer gross, und stark gefaltet und liegt in der riesigen Rüsseltasche. Die beiden Geschlechtsöffnungen liegen weit nach hinten, ziemlich nah an einander, die männliche vor der weiblichen. Die Hoden und Eierstöcke stellen zahlreiche Bläschen dar, die Eierstöcke liegen dorsal-, die Hoden ventralwärts. Der Uterus ist blos die Fortsetzung des Antrums, erreicht aber eine bedeutende Grösse. Er verläuft sanft steigend nach vorn, biegt um, wird kleiner und verläuft nach hinten. Die Ernährungsstöcke sind verzweigt und durch den ganzen Körper vertheilt. Das männliche Antrum führt direkt in die lange Penisscheide, der Penis ist beinahe cylindrisch, und zeigt nach hinten. In dem Penisbeutel kommen sechs eigenthümliche lange Drüsenschläuche vor. Der vordere Theil des Beutels verjüngt sich allmälig, biegt nach unten und hinten um, und geht nach kurzem Verlaufe in die Samenleiter über. Die Hautmuskulatur bildet auf der Bauchseite eine äussere Längs-, mittlere Quer- und innere Längsschicht; auf der Rückenseite eine äussere dicke Längsschicht und innere Querschicht.

8. *Distomum hepaticum.*
9. *Distomum crassicolle.*
10. *Distomum cygnoides.*
11. *Polystomum integerrimum.*
12. *Caryophyllaeus mutabilis.*
13. *Ligula* sp.?
14. *Triaenophorus.*
15. *Botriocephalus latus.*
16. *Taenia mediocannellata.*
17. *Taenia solium.*
18. *Taenia serrata.*
19. *Taenia* (2 sp. von Cenchris piscivorus).
20. *Valencinia ornata.*
21. *Polia* sp.? von Triest.

III. Allgemeiner Abschnitt.

Es erübrigt uns noch zu untersuchen, in wie weit die vorhergehende Schilderung der Anatomie für die Bestimmung der Verwandtschaftsverhält-

nisse der Dendrocoelen zu verwerthen ist. Ich hoffe darthun zu können, dass eine zum Theil neue Classification der Plattwürmer nöthig geworden ist.

1. Es ist zuerst zu bemerken, dass die „Planarien" durchaus nicht so niedrig stehen, wie man bisher anzunehmen gewöhnt war, weil man ihren complicirten Bau nicht erkannte. Die frühere Ansicht hatte sich so eingebürgert, dass man sie noch nicht ganz hat beseitigen können. Sogar Moseley spricht ohne Bedenken von einer protoplasmatischen Grundsubstanz. Man kannte früher die hohe histologische Differenzirung nicht. Aber Schritt für Schritt gelangte man zur Ueberzeugung, dass das ganze Thier aus verschiedenartigen Zellen bestehe. Ehrenberg dachte sich die Planarien aus Plasma bestehend. Später erkannte man einen Darm, Eizellen etc., Max Schultze erkannte viele andere histiologische Elemente, Graaf wies die Zellen der Epidermis nach, und ich habe diese Fortschritte constatiren können. Schon dies wäre genügend, um die Planarien aus ihrer niedrigen Stellung im Systeme zu heben, aber auch ihre Organe sind complicirt gebaut. Ich weise nur auf das Gehirn, die Augen und Geschlechtswerkzeuge hin. Die Betrachtung der letztgenannten entdeckt eine Verwickelung des Baues, die es uns unmöglich macht, die Plattwürmer den niedrigsten Würmern zuzugesellen. Dieser Schluss erscheint mir fast selbstverständlich, daher will ich mich nicht länger damit beschäftigen.

2. Ehrenberg stellte in seinem Werk Symbolae Physicae die Gruppe der Turbellarien auf. Man findet sie noch in fast allen Handbüchern unserer Wissenschaft, eingetheilt in drei Ordnungen, Rhabdocoelen, Dendrocoelen und Nemertinen. Wenn man aber die neueren Untersuchungen, die sich auf die sogenannten Turbellarien beziehen, berücksichtigt, so überzeugt man sich bald, dass die Nemertinen mit den beiden anderen Ordnungen durchaus in keiner nahen Verwandtschaft stehen. Ich möchte, weitergehend, sogar behaupten, dass sie überhaupt nicht Plattwürmer seien.

Um die Gründe dieser Trennung klar zu legen, will ich die verschiedenen Organe der Nemertinen mit den entsprechenden Systemen der Dendrocoelen, resp. Plattwürmer überhaupt vergleichen. Der Epidermis fehlen bei den Nemertinen die Stäbchen, welche für die anderen Turbellarien charakteristisch sind. Die typische Anordnung der Muskulatur ist für keine der drei Ordnungen bestimmt worden. Eine Vergleichung ist daher kaum zulässig. Das Parenchymgewebe ist bei einer grossen Anzahl von Würmern von ähnlicher Structur. Der Darmcanal bietet sehr grosse Verschiedenheiten dar. Die Nemertinen haben keinen Rüssel am Munde, der mit dem Darmcanal in Verbindung stünde. Der Name Rhynchocoelen, der gegenwärtig vielfach gebraucht wird, sagt eine Unwahrheit und

ist verwerflich. Für die Rhabdocoelen und Dendrocoelen dagegen ist der Mundrüssel bezeichnend, und für diese beiden Ordnungen werde ich den Namen Pharyngocoelen anwenden. Der sogenannte Rüssel der Nemertinen ist ein ganz anderes Organ. Er liegt in einer besonderen Scheide oberhalb des Darmes und kann nach aussen handschuhfingerartig umgestülpt werden, und zwar nicht ganz, sondern nur so weit, dass die Spitze des ausgestülpten Rüssels die Mitte des zurückgezogenen darstellt. Damit diejenigen, die mit diesem Vorgang nicht vertraut sind, eine Vorstellung desselben sich bilden können, verweise ich auf die Abhandlung von Mc. Intosh. Ueber die Function dieses merkwürdigen Organes liegen nur Vermuthungen vor. Eben so wenig ist seine morphologische Bedeutung bekannt. Wir kennen kein homologes Gebilde bei anderen Würmern, wenn der Rüssel der Prostomeen nicht etwa ein solches ist. Professor Leuckart hat zuerst auf diese Aehnlichkeit aufmerksam gemacht, und er sah darin eine Stütze für die Verwandtschaft der Nemertinen und Pharyngocoelen. Gegen diese Auffassung ist zuerst hervorzuheben, dass man Vergleichungen zwischen zwei Organen bei verschiedenen Thieren, in Fällen, wie dieser, wo die Morphologie weder des einen noch des anderen Organes bekannt ist, nur dann anstellen darf, wenn die Zusammensetzung in beiden Fällen dieselbe ist, und die Thiere mit einander ziemlich nahe verwandt sind. Nun aber nähert sich Prostomum den Nemertinen nur durch den Besitz eines vom Darmcanal unabhängigen Rüssels. Und ferner entspricht der Bau des Prostomumrüssels dem der Nemertinen auch nicht. Er besteht nicht aus zwei Abschnitten, einem vorderen umstülpbaren und einem hinteren drüsigen, nicht umstülpbaren, sondern aus einem einzigen. Er kann überhaupt nicht umgestülpt werden. Er sitzt an der Basis oder dem hinteren Grunde seiner Scheide befestigt; der Nemertinenrüssel dagegen haftet an dem vorderen Ende der Rüsselscheide, ist also eine Einstülpung in dieselbe, während der Rüssel bei Prostomum eine Ausstülpung ist. Die Anordnung der Muskelschichten ist in den beiden Fällen nicht dieselbe. Nach diesen Betrachtungen scheint es mir voreilig, die zwei Formen des Rüssels mit einander vergleichen zu wollen, obwohl die Aehnlichkeit freilich auffallend genug ist, um eine eingehende Untersuchung anzuregen. Mit der Betrachtung des Darmcanals fortfahrend, bemerke ich, dass die Nemertinen mit einem After und einem histiologisch scharf differenzirten Oesophagus versehen sind, während beide den Pharyngocoelen fehlen. Die Geschlechtswerkzeuge der zwei Gruppen mit einander zu vergleichen, ist schlechtweg unmöglich. Bei den Pharyngocoelen sind die einfachen oder verzweigten männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen mit sehr verwickelten Ausführungsgängen und Begattungsorganen verbunden; die

Nemertinen sind höchst selten Zwitter, ihre Geschlechtsdrüsen stellen zahlreiche, in Paaren gereihte Säckchen dar, die zur Zeit der Geschlechtsreife einfach bersten, und ihren Inhalt nach aussen entleeren. Die Nemertinen haben weder Wassergefässe noch Balkenstränge, wohl aber ein geschlossenes Blutgefässsystem, mit leicht kenntlichen muskulösen Wandungen. Die Plathelminthen, wenn sie überhaupt ein kennbares Nervensystem haben, besitzen nur ein einfaches Gehirn im vorderen Körpertheil, von welchem aus mehr oder minder zahlreiche Nerven in verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Die Nemertinen haben einen Nervenring, von welchem zwei mit Zellen belegte Faserstämme nach hinten auslaufen. Solche Stämme fehlen den Plattwürmern, wie ich schon hervorgehoben habe, trotzdem schenkte man bis auf Moseley der Annahme ihres Vorkommens Glauben. Die Plattwürmer sind nie gegliedert, aber verdienen ihren Namen, indem sie in der Regel abgeplattet sind; die Proglottidenbildung bei den Cestoden ist keine Segmentirung. Die Nemertinen sind langgestreckt cylindrisch, und ihr Leib ist durch, sich in regelmässigen Abständen wiederholende Dissepimente in Abtheilungen gesondert, die eine bemerkenswerthe Aehnlichkeit mit den Segmenten der Anneliden bieten.

Die sorgfältig durchgeführte Vergleichung zeigt uns, dass man die Nemertinen mit den Pharyngocoelen nicht zusammenstellen kann. Da aber die übrigen Plattwürmer die grösste Uebereinstimmung in ihrem Baue mit den Planarien zeigen, so muss man die Nemertinen aus der Classe gänzlich entfernen, wenigstens bis man Uebergangsformen entdeckt. Keferstein hat (niedere Seethiere) eine zwittrige Nemertine gefunden und Max Schultze erwähnt eine Form, Sidonia elegans, unter den Planarien, deren Ovarien und Hoden einfache „Säcke, wie bei Nemertinen“ sind. Er beschreibt die Art nicht genau, und es bleibt sehr möglich, dass er entweder die Ausführungsgänge übersehen, oder nur unvollkommen entwickelte Thiere untersucht hat. Man hat sich daran gewöhnt, die beiden Formen, die ich eben erwähnt habe, für die gewünschten Uebergänge zu halten, obwohl sie überhaupt viel zu oberflächlich untersucht worden sind, um darauf eine Ansicht zu gründen, und auch keine wirkliche Ueberbrückung der Kluft, die die Nemertinen von den Phayngocoelen scheidet bewerkstelligen könnten, vorausgesetzt, dass die vorliegenden Angaben ihre Richtigkeit haben. Ebenso verhält es sich mit Prorhynchus Schultze.

Ich halte es für überflüssig, die Gründe und Gegengründe noch eingehender aus einander zu setzen, weil das schon Gesagte genügt, wie mir scheint, die gänzliche Ausscheidung der Nemertinen zu rechtfertigen. Wo sie hingehören, ist eine ganz andere Frage, womit ich mich an diesem

Orte nicht zu beschäftigen habe. Am meisten für sich hat die von Hubrecht vertheidigte Zusammenstellung mit den Anneliden.

3. Nach der Ausscheidung der Nemertinen stellen die zurückbleibenden Plattwürmer eine Anzahl Formen dar, die, die grösste bauliche Uebereinstimmung zeigend, mit einander sehr nahe verwandt sind. Nach den vorliegenden Beobachtungen weichen die einzelnen Arten und Ordnungen häufig sehr von einander ab. Erneute Untersuchungen, unternommen um Vergleichungen anzustellen, ergeben das gehoffte Resultat. Die abweichenden Beobachtuugen sind mangelhaft, die Homologisirung der Theile lässt sich durchführen.

Ich werde die einzelnen Organe systematisch durchnehmen, um die Richtigkeit der vorigen Behauptung zu beweisen. Leuckart (Parasiten p. 157) sagt: „Dass die Körperoberfläche der Cestoden von einer Cuticula bekleidet sei, die keinerlei Spuren einer elementaren Zusammensetzung erkennen lässt". Unter dieser Schicht liegt eine Zellenschicht, die man nothgedrungen für die Matrix, resp. Epidermis erklärt, obwohl sie nicht so aussieht. Alle spätere Forscher stimmen mit Leuckart im Wesentlichen überein. Sommer und Landois etc. beschreiben Fasern in der sogenannten Cuticula. Ich habe aber an Taenia, Botriocephalus und Caryophyllaeus eine Schicht, in welcher ich einige Male deutliche Cylinderzellen gefunden habe, ausserhalb der sogenannten Cuticula entdeckt. Die Zellenschicht ist die wahre Epidermis, auf ihr liegt eine äusserst dünne Cuticula, und die angebliche, faserige Cuticula auct. ist die Basilarmembran. Letztgenannte ist in Wirklichkeit dünn, trotzdem dass man ihr häufig eine beträchtliche, sogar oft eine ungeheure Dicke zuschreibt. Weil aber die Cestoden ihre Nahrung durch die Körperoberfläche aufnehmen müssen, und die Proglottiden, in Carmin gelegt, sich schnell und sicher durchfärben lassen, so konnte ich mich mit den Angaben über diese dicke „Cuticula" nicht befreunden und stellte ich in Folge dessen eigene Beobachtungen an und fand die Erklärung, auf die ich hoffte. Die Oberfläche des Cestodenkörpers ist unregelmässig gefaltet, folglich trifft man die Epidermis in den wenigsten Fällen senkrecht, sondern wenn man einen Schnitt macht, so geht er schräg durch die Epidermis, resp. Basilarmembran hindurch. Man braucht nur solche Schnitte mit den gegebenen Abbildungen zu vergleichen, um sich zu überzeugen, dass, wo man eine dicke „Cuticula" beschrieben hat, man einen schrägen Schnitt vor sich hatte. Somit also entdecken wir bei den Cestoden eine Epidermis derselben dreifachen Zusammensetzung, wie bei den Dendrocoelen: eine äussere, sehr dünne Cuticula, eine Zellenschicht und Basilarmembran. Die bei den Cestoden unterhalb der Basilarmembran liegenden Zellen, bei Taenia langgestreckt, bei Caryo-

phyllaeus rundlich, entsprechen wahrscheinlich den Drüsenzellen der Planarien etc. Ich habe die Trematoden nicht genau untersucht, um mit Sicherheit zu behaupten, dass sie sich eben so wenig, wie die Cestoden, von den Pharyngocoelen durch eine eigenthümliche Epidermis unterscheiden. Vermuthlich ist aber ihre angebliche Cuticula auch nur die Basilarmembran. Wenn die darunter liegende Drüsenschicht die Epidermis wäre, so hätten wir eine Epidermis, durch welche zahlreiche grosse Muskeln gingen! Weder bei den Cestoden noch bei den Trematoden habe ich Stäbchen in der Epidermis, oder Stäbchenbildungszellen im Parenchym unterschieden. Die Trematoden und Cestoden unterscheiden sich also von den Pharyngocoelen (Rhabdocoelen und Dendrocoelen); auch im Baue der anderen Organe wiederholt sich diese Erscheinung. Ich vereinige daher die Saug- und Bandwürmer unter dem Namen Vaginiferen, dessen Bedeutung weiter unten erklärt werden wird.

Was die Muskeln anbelangt, so bemerke ich, dass auch bei vielen Vaginiferen Längsfasern zu äusserst liegen (z. B. Caryophyllaeus, Amphilina, Taenia sp.? aus Cenchris piscivorus), dann folgt eine Quer-, dann eine innere Längsschicht. Bei einigen Formen fehlt die äusserste Längsschicht; mit einem Worte, die ganze Anordnung ist dieselbe, die wir bei den Pharyngocoelen kennen lernten. Die Entdeckung der Saugnäpfe bei Dendrocoelen macht das Band zwischen dieser Ordnung und den Trematoden noch enger und zeigt zugleich, dass das Vorkommen oder Fehlen dieser Gebilde unwichtig ist (man vergleiche Taenia und Botriocephalus, Argulus, Firola und Malacobdella, die nach den brieflichen Mittheilungen Prof. Sempers an mich eine Nemertine ist).

Das Parenchymgewebe, so weit meine eigenen Beobachtungen reichen, zeigt bei allen von mir untersuchten Arten die charakteristischen verästelten Zellen. Das Gehirn fehlt einigen Formen. Beiläufig bemerkt sind die Nerven, welche Schneider beschreibt (Plathelminth), die Balkenstränge und durchaus nicht nervöser Natur, wie Nitsche schon richtig hervorgehoben hat. Wenn das Gehirn vorkommt, so besteht es aus centralen Fasern und peripherischen Ganglienzellen und liegt im vorderen Körpertheil, oberhalb des Darmcanales und bildet nie einen Ring. Der Darm fehlt vielen sehr degenerirten parasitischen Formen. Die Aehnlichkeit der Gabelung desselben bei den Trematoden und Dendrocoelen hat schon die Aufmerksamkeit vieler Forscher erregt. Seine Wand besteht aus Cylinderzellen, die bei den Trematoden sehr schön und deutlich hervortreten, aber bei den Pharyngocoelen einen verwickelten und schwer zu erkennenden Bau haben. Bei allen Plattwürmern führt die männliche Ge-

schlechtsöffnung in einen Vorraum, in welchen ein muskulöses Begattungsorgan, das bisweilen mit einem umstülpbaren Flagellum versehen ist, hineinhängt. Der nicht ausstreckbare Theil des Penis bildet eine muskulöse Blase (Penisbeutel, Cirrusbeutel), in welche die zwei Samenleiter einmünden. Die Verästelungen der Samengänge führen zu den, durch den ganzen Körper vertheilten kleinen Hodenbläschen.

Alle Plattwürmer haben einen complicirten weiblichen Geschlechtsapparat. Von dem Ovarium verläuft ein Rohr, welches als Ausführungsgang functionirt und in der Regel einen erweiterten Theil, den Uterus oder Eibehälter, besitzt. Bei einigen Cestoden (z. B. Taenia) fehlt die äussere Oeffnung und die Eier gelangen durch Zerstörung des Mutterleibes nach aussen. Bei den Vaginiferen findet man eine runde Erweiterung im oberen Ende des Ganges, die, von Drüsenzellen umgeben, die Bildungsstätte der Eischaale ist. Von den „Dotterstöcken" verlaufen zwei Gänge, die mit dieser Erweiterung (Schalendrüse) in Verbindung treten. Ob nun die Pharyngocoelen auch eine gesonderte Schalendrüse haben und wo die Einahrungsgänge mit den Eileitern zusammentreffen, ist unbekannt. Die Eier bestehen bei allen Plattwürmern aus einer oder mehreren Eizellen, umgeben von mehreren Einahrungszellen („Dotter", auct), alles in einer harten Schale eingeschlossen. Es ist also wohl anzunehmen, dass bei allen Formen der Classe eine Schalendrüse existirt. Bei den Vaginiferen geht von der betreffenden Drüse, oder von den vereinigten Dottergängen, unweit deren Mündung in die Schalendrüse, ein Gang [1]) aus, der auf der Körperoberfläche mündet und den man Vagina benennt, weil durch ihn das Sperma bei der Begattung eingeführt wird; daher die Bezeichnung Vaginiferen, die Cestoden und Trematoden einschliessend. Ein solcher Gang ist bei den übrigen Plattwürmern gänzlich unbekannt und existirt wahrscheinlich nicht. Die morphologische Erklärung der Vagina und die Bestimmung des homologen Theiles bei den Pharyngocoelen kann nur hypothetisch gegeben werden, indem entweder eine Spaltung eines einzigen Urganges oder eine Neubildung angenommen wird. Die Entdeckung der wahren Verhältnisse ist ganz neu (vergl. die Arbeiten von Blumberg, Stieda, Sommer, Zeller und Salensky). Einahrungsstöcke kennt man nur bei den Plattwürmern.

4. Wir haben die Eintheilung der Plathelminthen noch zu prüfen. Nach der Entfernung der Nemertinen bleiben die vier hergebrachten Ordnungen: Rhabdocoelen, Dendrocoelen, Trematoden und Cestoden. Ulianin hat schon (Seeplanarien p. 86) nachgewiesen, dass die

[1]) Bei Polystomum zwei (Zeller).

Rhabdocoelen keine natürliche Ordnung darstellen. Er theilt sie in drei Gruppen: 1) Acoela (Convoluta Oerst, Schizoprora O. Schmidt und Nadina nov. gen. Ulianin einschliessend), die keinen Rüssel haben und keinen Darmcanal im gewöhnlichen Sinne, sondern nur einen soliden Strang besitzen sollen. Diese Behauptung ist mir äusserst verdächtig, weil erstens die nächsten Verwandten dieser Formen einen Darmcanal haben, und weil zweitens Ulianin keine genügende Methode und Vorsicht angewandt hat, um eine so barocke Auffassung sicher zu stellen. Ist seine Aussage richtig, so können wir nicht mehr an der Ansicht festhalten, dass nah verwandte Formen keine fundamentale Verschiedenheit zeigen. Die Sache wird desto bedenklicher, weil Mecznikoff schon einmal für andere Rhabdocoelen einen „Eiweissdarmstrang" unrichtiger Weise behauptet hat. Ich will also provisorisch diese Gruppe noch annehmen; 2) die zweite Gruppe von Ulianin ist Apharyngea, die einen Darmcanal, wie die übrigen Turbellarien, haben, aber keinen Rüssel, sondern nur ein musköses Schluckrohr; die Gruppe umschliesst nur zwei Gattungen: Macrostomum und Vera nov. gen Ulianin. Bei beiden Gruppen ist nach der Angabe des Verfassers der „Dotterstock" vom Keimstock nicht getrennt, auch vielleicht eine unrichtige Behauptung; 3) die dritte Gruppe umfasst die übrigen Rhabdocoelen, die er dann zu einer neuen Gruppe mit den Dendrocoelen vereinigt. Die neue Abtheilung nennt er Pharyngea. Sie scheint mir die wirklichen Verwandtschaften der Formen wiederzugeben. Ich möchte aber für sie den schon früher von Prof. Leuckart gebrauchten Namen Pharyngocoelen beibehalten. Wir erhalten also zwei verwandte Ordnungen Acoelen und Apharyngen, und eine Abtheilung Pharyngocoelen, die wiederum zwei Ordnungen Rhabdocoelen und Dendrocoelen umfasst.

Die eben betrachteten Formen sind freilebende Thiere, deren sogenannte animalische Organe vollkommen ausgebildet sind; die übrigen Plattwürmer sind Schmarotzer und zeigen in ihrem Baue eine grosse Vereinfachung; das Gehirn ist einfacher, als bei den Seeplanarien, oder fehlt ganz; ebenso verhält es sich mit dem Darm, den Augen etc. Die Muskulatur ist weniger mächtig, die Schichten weniger scharf differenzirt, als bei den Pharyngocoelen. In allen diesen Hinsichten nähern sich die Trematoden und Cestoden und sind noch schärfer charakterisirt durch den Besitz eines vom Eileiter getrennten Begattungsrohres, der Vagina. Ich stelle daher die beiden Ordnungen unter dem Namen Vaginiferen zusammen. Früher war die Kluft zwischen den zwei parasitischen Ordnungen der Plattwürmer unausfüllbar; gegenwärtig aber kennen wir so viele Uebergangsformen zwischen den gegliederten Bandwürmern und einfacheren Saugwürmern, dass

die zwei Formenreihen vereinigt werden müssen. Die gegliederte Taenia wird durch den unvollkommen gegliederten Triaenophorus und die fast ungegliederte Ligula mit dem ganz ungegliederten Caryophyllaeus verbunden. Den Uebergang von diesem zu den Trematoden stellt Amphilina dar.

Unsere Classification also stellt sich folgendermassen heraus:

? Acoela: Nadina, Convoluta, Schizoprora.

Apharyngea: Macrostomum, Vera.

Pharyngocoelen:

Rhabdocoelen, Rhabdocoelen auct. partim.

Dendrocoelen.

Vaginiferen:

Trematoden,

Cestoden.

In diesem System wären vielleicht die Microstomeen noch aufzunehmen. Die vorliegenden Beobachtungen sind nicht hinreichend, eine sichere Vergleichung dieser eigenthümlichen Würmer mit anderen Thieren zu ermöglichen, und ich selbst habe keine Gelegenheit gehabt, sie zu untersuchen. Graaf hat neulich (Z. Z. XXV. p. 408 ff.) die Quertheilung der Microstomeen untersucht und er fand, dass neue Abschnürungen in der Mitte jedes, durch die angefangene Quertheilung angedeuteten Gliedes erscheinen, so dass man in einem Thiere häufig eine secundäre und tertiäre Quertheilung neben der primären vorbereitet findet. Wenn nun die Microstomeen den Plathelminthen zugehören, so dürfte vielleicht eine ähnliche Theilung bei Cestoden vorkommen. Ich habe aber mehrere Ketten von Taenia, Botriocephalus latus und Triaenophorus untersucht, ohne eine secundäre Gliederung der Proglottiden entdecken zu können. Es fehlt mir also auch die Berechtigung, die Microstomeen unter die Plattwürmer einzureihen.

Da Graaf in seiner letzten Abhandlung uns eine neue Eintheilung der Turbellarien nach den Geschlechtsorganen verspricht, so habe ich diese Frage nicht berücksichtigt.

Indem ich die obige Classification vorschlage, bin ich mir wohl bewusst, dass ich nur einen Versuch gemacht habe, die Verwandtschaften der Plathelminthen möglichst zu berücksichtigen. Ob ich das Richtige getroffen habe, müssen spätere Untersuchungen entscheiden.

5. Gegenbaur hat die Hypothese aufgestellt, dass die Proglottiden der Bandwürmer den Segmenten bei den Anneliden entsprechen. Die Leuckart'sche Auffassung der Proglottiden als Individuen scheint mir

viel eher richtig. Durch die Theilung der Cestoden entstehen Organismen, die selbstständig weiter leben und sämmtliche Organe, die im ausgebildeten, geschlechtsreifen Thiere, abgesehen vom Kopf, vorkommen, enthalten. Viel natürlicher ist ein Vergleich mit der Entstehung der neuen Individuen, bei den Naiden zum Beispiel. Die Aehnlichkeit wäre vollkommen, wenn die Proglottiden eine Segmentirung zeigten: — dieses ist aber nicht der Fall, wie ich schon mitgetheilt habe. Die hier auftauchenden Fragen hat Prof. Semper behandelt und ich weise auf seine jüngst erschienene Arbeit hin.

Nach der Leuckart'schen Auffassung wäre also die Proglottidenbildung ein primärer, die Segmentirung ein secundärer Vorgang. Mit dieser Ansicht stimmt die Thatsache überein, dass unter den Würmern nur diejenigen Formen gegliedert sind, welche resistente, mehr oder minder steife Hautschichten besitzen und daher unbiegsame Körper darstellen würden, wären sie ungegliedert. Die Segmentirung tritt uns also als eine Folge der Beweglichkeit entgegen. Es wäre nun zu erforschen, ob dies das Hauptmotiv sei, mit anderen Worten, ob bei der Entstehung der gegliederten Formen die Segmentirung des ganzen Körpers der Gliederung der übrigen Theile, resp. des Nervensystems und der Excretionsorgane voranginge.

6. Da wir gefunden haben, dass die oft angenommenen seitlichen, vom Gehirn auslaufenden Nervenstämme bei den „Planarien“ wahrscheinlich nicht existiren, d. h. nur einfache Nerven darstellen, so hat es nichts Ueberraschendes, dass auch die Trematoden sich in dieser Hinsicht gerade so verhalten. Es macht dies eine unmittelbare Vergleichung mit den Nemertinen unmöglich, und die Erklärung des doppelten Nervenstranges der Anneliden durch eine Verschmelzung zweier ursprünglicher Seitenstämme verliert dadurch an Wahrscheinlichkeit, indem eine weite Kluft die Nemertinen von den Plattwürmern hinsichtlich des Baues des Nervensystemes trennt. Die alte Theorie ist damit nicht beseitigt; wir sind nur genöthigt, sie mit grösserer Vorsicht zu betrachten.

7. Man stellt die Plathelminthen gewöhnlich zu den Würmern, das heisst, man weiss nicht recht, wo sie hingehören, da so ziemlich Alles, was im zoologischen Systeme keinen rechten Platz findet, unter die Würmer gebannt wird. In der That stellen diese Plattwürmer eine Reihe sehr abweichender Formen dar, die durch den Besitz einer Einahrungsdrüse scharf gekennzeichnet sind. Aehnliche Drüsen, die Zellen absondern, welche zur Ernährung der Eizellen dienen, sind bei anderen Thieren noch nicht bekannt; daher ist unsere Classe durch eine weite Kluft von anderen Thierformen getrennt. Mit höheren Classen zeigen sie keine unverkennbare Verwandtschaft, ausser der allgemeinen Aehnlichkeit, die alle bilaterale

Typen verbindet. Es ist, augenblicklich wenigstens, unmöglich, sie in die Entstehungsreihe der Anneliden einzuschalten, da die Eigenthümlichkeiten ihres Baues ebenso gut eine Beziehung mit einer beliebigen Gruppe der Mehrzahl der niederen bilateralen Thiere andeuten, wie mit den Gliederwürmern. Ich halte es nicht für zweckmässig, an diesem Orte die Frage eingehend zu erörtern; es wird keinem vergleichenden Anatom schwer fallen, die Vergleichung selbst auszuführen. Ich will nur hinzufügen, dass die Nudibranchiaten, wie von älteren Forschern schon mehrfach hervorgehoben ist, in ihrer organischen Zusammensetzung viele Beziehungen mit unserer Classe erkennen lassen. Wenn diese Andeutungen auf die wirklichen Verhältnisse leiten, so werden die Plattwürmer unter die Mollusken zu stellen sein.

Ebenfalls nach unten knüpfen die Plathelminthen möglicher Weise an die Formenreihe der Gastrotricha an, die früher den Turbellarien zugesellt wurden, neulich aber in engere Beziehung mit den Rotiferen gebracht sind [1]. Bütschli [2] vereinigt sie auch mit den Nemathelminthen, unter dem Namen Nematorhynchen. Die Gastrotricha sind anatomisch noch sehr unvollkommen bekannt und es wäre voreilig, zu behaupten, sie seien mit den Plathelminthen verwandt, trotzdem sie mit den Apharyngeen (s. oben) viele Aehnlichkeit haben; man müsste vor allen Dingen nach Einahrungsstöcken suchen.

Ueber die Stellung der Plathelminthen im Systeme herrscht also noch grosse Dunkelheit; ich vermuthe, dass sie, wenn man sich der jetzt obwaltenden phylogenetischen Ausdrucksweise fügen will, einen abweichenden, nicht weiter entwickelten Seitenzweig des thierischen Stammbaumes darstellen. Die Verwandtschaft, die früher zwischen den Plattwürmern und Hirudineen vermuthet wurde, ist, wie wir heute wissen, keine wirkliche.

---

[1]) Mecznikoff, Ueber einige wenig bekannte niedere Thierformen, Z. Z. XV. 1865, p. 450—458, Taf. XXXV.

H. Ludwig, Ueber die Ordnung Gastrotricha Mecznikoff, Z. Z. XXVI. p. 193 und Taf. XIV.

[2]) O. Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. II. Ueber die Gattung Chaetonotus Ehrbg. Z. Z. XXVI. p. 385 mit Taf. XXVI.

Literaturverzeichniss.

Die ersten anatomischen Beiträge zur Kenntniss der „Planarien" stammen von von Baer, Dugés, Ehrenberg, Mertens, Quatrefages etc., die wegen Mangel an Untersuchungsmethoden wenig erreichten und die Natur der von ihnen gesehenen Organe nicht selten verkannten. Oskar Schmidt publicirte 1848 seine erste Abhandlung und ihm verdanken wir eine Reihe sorgfältiger Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf die Geschlechtstheile beziehen. Die wichtigste, bis jetzt erschienene Arbeit, ist Max Schultze's Beiträge zur Geschichte der Turbellarien, Greifswald 1851, ein Werk, welches auf jeder Seite den vorzüglichen und geistreichen Forscher erkennen lässt, und durch kleinere Notizen desselben Verfassers (s. unten) vervollständigt wird. Claparède hat auch Wichtiges beigetragen. Die Abhandlungen der beiden Van Beneden, sowie das Schmarda'sche Werk enthalten wenig Anatomisches. Von neueren Sachen verdienen die Arbeiten von Keferstein, der zuerst anfing, Querschnitte zu verfertigen, von Graaf, der alte Fehler entlarvt und neue Entdeckungen gemacht hat, und von Moseley, der allein sich mit der Histologie beschäftigt, und schliesslich von Ulianin, der viele Formen untersuchte, eine besondere Erwähnung. Dieses kurze Verzeichniss erklärt den mangelhaften Zustand unserer Kenntnisse.

Die nachfolgende Liste gibt die in dieser Abhandlung citirten Arbeiten.

1. BENEDEN, Édouard van. *Récherches sur la composition et signification de l'Oeuf. Mém. Couron. Acad. Roy. Belg. Tom. XXXIV. p. 1. Bruxells 1870.*

2. BENEDEN, P. J. van. *Récherches sur la faune littorale de la Belgique. Turbellariés. Mém. Couron. Acad. Roy. Belg.*

3. CLAPARÈDE. *Études Anatomiques sur les Annélides, Turbellariés, Opalinés et Grégarines observés dans les Hébrides. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève 1860, p. 71.*

4. CLAPARÈDE. Beobachtungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte wirbelloser Thiere, an der Küste der Normandie angestellt. Leipzig 1863.

5. CLAPARÈDE ET HUMBERT. *Déscription de quelques Planariés terrestres par M. Alois Humbert, suivie d'Observations anato-*

miques, sur le genre Bipalium par M. Édouard Claparède. Mém. Soc. Phys. et Nat. Hist. Genève 1861. Tom. XVI. p. 293.

5 a. COBBOLD. *On the supposed rarity, nomenclature, affinities and source of the large human Fluke (Distomum crassum). Journ. Linn. Soc. Vol. XII. (Zoology), 1876, p. 285.*

6. FREY und LEUCKART. Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere. Braunschweig 1847.

7. GRAAF, Ludwig. Zur Kenntniss der Turbellarien. Z. Z. XXIV. p. 123.

8. GRAAF, Ludwig. Neue Mittheilungen über Turbellarien. Z. Z. XXV. p, 407.

9. GRAAF, Ludwig. Ueber die systematische Stellung des Vortex lemani, du Plessis. Z. Z. XXV. Supp. p. 335.

10. GRIMM. Nachtrag zum Artikel des Herrn Dr. Salensky — über Amphilina. Z. Z. XXV. p. 214.

11. HALLEZ. *Observations sur le Prostomum lineare (Oersted). Arch. Zool. Expl. et Géneral. Tom. II. p. 559.*

12. HUBRECHT. *Aanteekingen over de Anatomie, Histologie en Ontwikkelingsgeschichte van eenige Nemertinen. Utrecht 1874.*

13. KEFERSTEIN. Untersuchungen über niedere Seethiere. Z. Z. XII. 1862, p. 1.

14. KEFERSTEIN. Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. Abhandl. d. Königl. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen, Bd. XIV, 1868.

15. KEFERSTEIN. *Mesostomum Ehrenbergi* Oerstedt, anatomisch dargestellt. Arch. Naturgesch., 1852, p. 234.

16. LEUCKART. Die menschlichen Parasiten. 2 Bde.

Landois vide Sommer.

Leuckart vide Frey.

17. LEYDIG. Zoologisches. Müller's Arch. 1854, p. 284.

18. W. C. Mc INTOSH. *On the structure of British Nemerteans. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXV. p. 305.*

19. MECZNIKOFF. Ueber Geodesmus Bilineatus nobis, eine europäische Landplanarie. Bull. Acad. St. Petersb. Tom. V. 1865.

20. MERTENS. Untersuchungen über den inneren Bau mehrerer in der See lebenden Planarien. Mém. Acad. St. Petersb. Sér. 6. Sci. Mat. Phys. et Nat. Tom. II. 1833, p. 3—19.

21. MOSELEY. *On the Anatomy and Histology of the Landplanarians of Ceylon. Phil. Trans. 1874, p. 105.*

22. NITSCHE, Heinrich. Untersuchungen über den Bau der Taenien. Z. Z. XXIII. p. 182.

23. QUATREFAGES. *Mémoire sur quelques planaires marines. Ann. Sci. Nat. Sér. 3. Tom. IV. (1845) p. 129.*

24. ROLLESTON. *Forms of Animal-Life, p. 138, London 1870.*

25. SALENSKY. Ueber den Bau und die Entwickelung der Amphilina (G. Wagener), Monostomum foliaceum Rudolphi. Z. Z. XXIV. p. 291. Cf. Grimm.

26. SCHMARDA. Neue wirbellose Thiere. Bd. I. Heft I. Turbellarien, Rotatorien und Anneliden. Leipzig 1859.

27. SCHMIDT, Oskar. Die Rhabdocoelen (Strudelwürmer) des süssen Wassers, beschrieben und abgebildet von Dr. E. O. Schmidt. Jena 1848.

28. SCHMIDT, Oskar. Neue Rhabdocoelen aus dem Nordischen und Adriatischen Meere. Wien, Akad. Sitzungs-Ber. Bd. IX. 1852. S. 490.

29. SCHMIDT, Oskar. Zur Kenntniss der Turbellaria, Rhabdocoela und einiger anderer Würmer des Mittelmeeres. Zweiter Beitrag. Wien, Akad. Sitzungs-Ber. Bd. CLXXIII. 1857, p. 347.

30. SCHMIDT, Oskar. Die Rhabdocoelen (Strudelwürmer) aus den Umgebungen von Krakau. Denkschrift. Wien, Akad. Sitzungs-Ber. Bd. CLXV. 1858, p. 20.

31. SCHMIDT, Oskar. Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia. Z. Z. XI. p. 1.

32. SCHMIDT, Oskar. Die Dendrocoelen (Strudelwürmer) aus den Umgebungen von Gratz. Z. Z. X. p. 24.

33. SCHMIDT, Oskar. Ueber Planaria torva auct. Z. Z. XI. p. 89.

34. SCHNEIDER. Bau und Entwickelung von Polygordius Arch. Anat. Physiol. 1868, p. 51.

35. SCHNEIDER. Untersuchungen über Plathelminthen. Vierzehnter Jahresber. oberhess. Gesellsch. d. Natur- und Heilkunde. Giessen 1873, auch separat erschienen.

36. SCHULTZE, Max. Ueber die Mikrostomeen, eine Familie der Turbellarien. Arch. f. Naturgesch. XV. 1849, p. 280.

37. SCHULTZE, Max. Ueber die Fortpflanzung durch Theilung bei Nais proboscidea. Arch. f. Naturgesch. XV. 1849, p. 293.

38. SCHULTZE, Max. Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien. Greifswald, 1851, 4to.

39. SCHULTZE, Max. Beiträge zur Kenntniss der Landplanarien nach Mittheilungen des Dr. Fritz Müller. Abhandl. d. Naturforsch. Gesellsch. in Halle. Bd. IV.

40. SCHULTZE, Max. Zoologische Skizzen. Z. Z. IV. S. 178.

41. SCHULTZE, Max. Bericht über einige im Herbst 1853 an der Küste des Mittelmeeres angestellte Untersuchungen. Verhandl. d. Würzburger Med.-Phys. Gesellsch. 1853, p. 222.

42. SOMMER und LANDOIS. Ueber den Bau der geschlechtsreifen Glieder von Botriocephalus latus. Z. Z. XXII. p. 49.

43. SOMMER, F. Ueber den Bau und Entwickelung der geschlechtsreifen Glieder von Taenia mediocannellata und T. solium. Z. Z. XXIV. p. 498.

44. STIEDA. Ueber den Bau des Polystomum intergerrimum. Arch. f. Anat. u. Phys., 1870, p. 660.

45. STIEDA. Ueber den angeblichen inneren Zusammenhang der männlichen und weiblichen Organe der Trematoden. Arch. f. Anat. u. Phys., 1871.

46. SUHM, Willemoes. Zur Naturgeschichte des Polystomum intergerrimum und P. coelatum. Z. Z. XXII. p. 29.

47. ULIANIN. Die Strudelwürmer (Turbellaria) des Sebastopolischen Hafens. Moskau 1870. (Aus den Verhandlungen der zweiten naturforschenden Versammlung in Moskau im Jahre 1869.) Russisch.

48. WELCH, F. H. *On the Anatomy of Taenia mediocanellata. Quart. Journ. Microsc. Soc. 1875, p. 16.*

49. WELCH, F. H. *The Anatomy of two parasitic Forms of the Family Tetrarhynchidae. Journ. Linn. Soc. Vol. XII. (Zoology), 1876, p. 329.*

50. ZELLER. Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomeen. Z. Z. XXVII. p. 238.

Nachtrag.

Als ich Würzburg verliess, war Professor Semper noch mit den Untersuchungen beschäftigt, deren Ergebnisse er in seiner vorgehenden Arbeit (dieser Band S. 115) niedergelegt hat. Es findet da mancher Punkt Berücksichtigung, der sich auf die in meiner Abhandlung ventilirten Fragen direct bezieht. Leider erhielt ich sein Werk erst mehrere Wochen, nachdem ich mein Manuscript abgeschickt hatte, sonst wäre meine Arbeit ganz anders verfasst, als sie jetzt dasteht. Ich bitte den freundlichen Leser, diese Erklärung berücksichtigen zu wollen. Den dritten Abschnitt bitte ich besonders zu prüfen und mit dem Semper'schen Werk zu vergleichen.

Boston, im December 1876.

C. S. M.

Tafelerklärung.

Acc. Accessorische Drüse.
B. M. Basilarmembran.
B. Str. Balkenstränge.
ca. Centralcanal des Penis.
cc. Seitencanäle des Penis.
D. Vorderer Darmast.
Div. Darmzweige.
Diss. Dissepimente.
Dr. Penisdrüse.
Ep. Epithel.
Er. Aeussere Ringschicht.
F. Futterdrüsen.
Fas. Fasern.
Gdr. Gallertdrüse.
Ge. Gehirn.
GZ. Ganglionzellen.
I. R. Innere Ringschicht.
i. w. Innere Wand der Mundbucht.
K. Winkel der Mundbucht.
Kb. Körnerkolben.
Kö. Körner des Körnerhaufens.
L. Ex. Aeussere Längsmuskeln.
L. In. Innere Längsmuskeln.
LM. Längsmuskelschicht.
M. Mund.
Mg. Magen.
Muc. Musculatur.
N. B. Nebensamenblasen.
Oc. Augen.
Oe. Speiserohr.
Ov. Eierstock.
Ovd. Eileiter.
Par. Parenchym.
P. B. Penisbeutel.
Pe. Penis.
Pg. Pigment.
Pgl. ♂ Accessorische Drüsen.
P. S. Penisscheide.
R. Ringmuskelschicht.
Rad. Radiärmuskeln.
Re. Retractor des Saugnapfes.
S. Sagittalmuskeln.
SG. Samengang.
Sgn. Saugnapf.
S. M. Senkrechte Muskeln des Saugnapfes.
Te. Hoden.
Tr. Dreieck von Muskeln.
Ut. Uterus.
Ut′. Dorsaler Uterusschenkel.
Utg. Uterusgang.
V. Geschlechtsvorraum.
V′. Männlicher Vorraum.
v. d. Vasa deferentia.

Taf. XVI. und XVII. betreffen Opisthoporus und die Abbildungen sind alle von Querschnitten einer Serie und zwar in der richtigen Reihenfolge hinten Fig. 1 anfangend und vorn mit Fig. 23 endigend, angeordnet.

Taf. XVI. Opisthoporus.

Fig. 1. Durch die weibliche Geschlechtsöffnung. Dr Drüsenzellen, Ut′ dorsaler Uterusschenkel.

Fig. 2. Durch die männliche Geschlechtsöffnung, V′. Muc Hautmuskelschichten; Ut Uterus; Ut′ dorsaler Uterusschenkel.
Fig. 3. Durch die Penisscheide, PS.; Muc Hautmuskelschichten; Ut Umbiegungsstelle des Uterus.
Fig. 4. Durch die Ansatzstelle des Penis, Pe; PS. Penisscheide; BM. Basilarmembran; Muc Musculatur; Pg Pigment; Div Darmzweig; Dr Drüsenzellen; v. d. Vas deferens.
Fig. 5—10. Durch den Penisbeutel, aus verschiedenen Höhen, um die Bildung der Penisdrüsen klar zu stellen; Muc Musculatur; P.gl Penisdrüsen; ca Centralcanal des Penis.
Fig. 11. Durch das vordere Ende des Penisbeutels; Muc Musculatur; Pg Pigment; ca Canal des Beutels im dorsalen Schenkel desselben; PB ventraler Schenkel; Mg Magen.
Fig. 12. Dasselbe wie Fig. 12, nur weiter nach vorn.
Fig. 13. Drüsenzellen aus der Umgebung der Penisscheide. Div Darmzweig; Par Parenchymgewebe.

Taf. XVII. Opisthoporus cont.

Fig. 14. Querschnitt durch die Mitte des Körpers, zur allgemeinen Orientirung. Mg Magen; Div Darmzweig; v. d. Vasa deferentia; Pg Pigmentschicht; ov Eierstöcke; R Rüssel; BStr Balkenstränge; F Eifutterstöcke; Te Hoden.
Fig. 15. Querschnitt eines Balkenstranges, B.Str. F Eifutterstöcke; L.In innere, L.Ex äussere Längsmuskeln der Bauchseite; R Ringmuskeln.
Fig. 16. Querschnitt der Bauchmuskulatur. LIn innere, LEx äussere Längsschichten; R Ringfaserschicht; BM Basilarmembran.
Fig. 17. Durch die Mitte des Rüssels, Pr; Mg Magen; Pg Pigment.
Fig. 18. Seitlicher Theil eines Querschnittes. Pg Pigment; Muc dorsale Muskulatur; LIn innere, LEx äussere Längsschicht der Bauchseite; R Ringmuskulatur.
Fig. 19. Theil eines Schnittes, die Ovarien (ov) zeigend; S Sagittalmuskeln.
Fig. 20. Querschnitt des Gehirns. GZ Ganglionzellen.
Fig. 21. Durch die Augen vor dem Gehirn; Oc Augen; BM Basilarmembran; Muc Muskulatur; Pg Pigment.
Fig. 22. Durch ein Auge, um die Pigmentkörner zu zeigen.
Fig. 23. Schnitt durch den rothen Körnerhaufen vor dem Gehirn, Fasern vom Gehirn entspringend; Kö Körner.

Die Abbildungen auf Taf. XVIII und XIX sind alle, mit Ausnahme von Fig. 34, 35, 38c und 46, 48, 49, von Mesodiscus. Fig. 24—32 sind aus einer Querschnittsserie und sind in der natürlichen Reihenfolge numerirt, vorn mit dem Gehirn anfangend und nach hinten laufend. Die übrigen Abbildungen sind von Längsschnitten genommen.

Taf. XVIII. Mesodiscus etc.

Fig. 24. Durch die Mitte des Gehirns, Ge. Oc Augen.
Fig. 25. Durch den hinteren Theil des Gehirns, Ge. Oc Augen.
Fig. 26. Durch den vorderen Theil der Mundbucht, M.

Fig. 27. Durch die Mitte der Mundbucht, M; i w innere Wand der Bucht; k Winkel derselben; Tr Dreieck von Muskel um die Bucht; ER äussere Ringmuskelschicht; L.M. Längsmuskeln.

Fig. 28. Durch den hinteren Theil der Mundbucht, M.

Fig. 29. Gestalt des Mundrohres Oe, unweit des Mundes.

Fig. 30. Durch das Mundrohr Oe, weiter nach hinten.

Fig. 31. Do. noch weiter hinten. Mg Magen.

Fig. 32. Do. noch weiter. Div Darmzweig.

Fig. 33. Längsschnitt durch die Darmwand, Parenchym, Par, und Bauchmuskulatur, Muc; Kb Körnerkolben.

Fig. 34. Querschnitt des Darmepithels von Distomum hepaticum.

Fig. 35. Längsschnitt der Darmwand von Stylochus sp? aus Triest; Ep Epithel

Fig. 36. Längsschnitt des Saugnapfes. Gdr Gallertdrüse; Re Retractores des Napfes S.M senkrechte Muskeln desselben.

Fig. 37. Drei Körnerkolben vom Darme von Mesodiscus.

Fig. 38. Entwickelung der Spermatozoen. a erste Stufe; bb′ zweite, — beide von Mesodiscus; b Seitenansicht, b′ Endansicht derselben Körper; cc′ dritte Stufe von Opisthoporus; c End-, c′ Seitenansicht der Spermatozoenköpfe.

Taf. XIX. Mesodiscus etc.

Fig. 39. Längsschnitt durch die Seite des Saugnapfes und Mitte des männlichen Vorraums, V′; Mg Magen; Pe Penis; Sgn Saugnapf; Gdr Genitaldrüse.

Fig. 40. Längsschnitt durch das obere Ende des ♂ Vorraums, — ein Theil von Fig. 39 stärker vergrössert; Mg Theil der Magenwand mit Körnerkolben; S Samengang des Penis, P; c. c seitliche Canäle des Penis, die wahrscheinlich zu den Nebensamenblasen führen; PS Penisscheide; V′ Vorraum oder Antrum; Par Parenchymgewebe.

Fig. 41. Querschnitt durch die zwei Nebensamenblasen, NB, und den Samengang, SG.

Fig. 42. Längsschnitt durch die Nebenblasen (cf. Fig. 41). Muc Muskulatur; c. c. Ausführungsgänge; SG Samengang.

Fig. 43. Längsschnitt durch die Samenblasen (Penisbeutel?). Muc Muskulöse Wand desselben; v. d. Samenleiter mit Spermatozoen gefüllt, deren dunkle Köpfe auffallen; Ut Uterus; Gdr Gallertdrüse.

Fig. 44. Querschnitt eines Eileiters. Ep Epithel desselben.

Fig. 45. Querschnitt eines Samenleiters. Ep Epithel.

Fig. 46. Accessorische Drüsenzellen aus der Umgebung des männlichen Apparates bei Dendrocoelum lacteum.

Fig. 47. Halb schematische Zeichnung des ♀ Vorraums und Uterus bei Mesodiscus; V Antrum; Ut Uterus; Ovd Eileiter; Gdr Gallertdrüse mit dunkelgefärbtem Streif in der Mitte; Muc Bauchmuskulatur; BM Basilarmembran.

Fig. 48. Aus einem Querschnitt von Opisthoporus, die Vertheilung der Zweige der Einahrungsdrüsen zeigend. F und F′ Theile derselben; S Sagittalmuskeln; Div Darmzweige; BStr Theil eines Balkenstrangs.

Fig. 49. Zelle (Blutscheibe) aus einer zerquetschten Planaria lugubris

Taf. XX.

Fig. 50. Längsschnitt von Mesodiscus, um die Dissepimente, Diss, zu zeigen. B.M Basilarmembran; R Ringmuskelschicht; L Längsschicht der Rückenseite; Muc Bauchmuskulatur.

Fig. 51. Querschnitt von Opisthoporus, um die von den Sagittalmuskeln gebildeten Dissepimente zu zeigen. Die weissgelassenen Stellen stellen die verschiedenen, nicht eingezeichneten Organe dar (cf. Fig. 14). BM Basilarmembran; Muc Muskulatur; Pg Pigmentschicht; LM Längsmuskeln; R Ringmuskeln.

Fig. 52. Querschnitt des Rüssels von Planaria lugubris. BM Basilarmembran; LM äussere Längsmuskelfasern; ER äussere Ringmuskelschicht; Rad Radiarmuskeln; I.R innere Ringmuskelschicht.

Fig. 53. Querschnitt des Rüssels von Dendrocoelum lacteum.

Fig. 54. A Form eines lebenden Eies von Planaria lugubris; B Form desselben Eies acht Minuten später.

Fig. 55. Parenchymgewebe von Taenia Mediocanellata.

Fig. 56. Querschnitt durch den Uterus, Ut, und Penisseheide, PS, mit dem darin liegenden Penis, Pe, von Planaria lugubris; Muc Bauchmuskulatur.

Fig. 57. Querschnitt durch den Uterus von Planaria lugubris. Muc Muskulatur; Ep Epithel.

Fig. 58. Junges Dendrocoelum lacteum. Oc Augen; D vorderer Magenast; R Rüssel; Mg′ einer der hinteren Magenäste, 5 Diam.

Fig. 59. Querschnitt durch die Penisscheide, PS, den Uterusgang, Utg, und das accessorische Organ, Acc. Muc Muskulatur der Penisscheide; Muc′ Muskulatur des accessorischen Organs.

Zur Kenntniss des Vorkommens der Speichel- und Kittdrüsen bei den Decapoden

von

Dr. M. BRAUN.

(Mit Tafel 21.)

In meiner Inaugural-Dissertation [1]) habe ich eine Mittheilung über von mir im Oesophagus des Flusskrebses gefundene Drüsen gemacht, die ich einstweilen als Speicheldrüsen ansprach, obgleich mir physiologische Experimente fehlten. Ebenda (p. 135) beschreibe ich auch kleine, rundliche Drüsen aus dem Schwanz und den Anhangstheilen desselben vom Flusskrebs als Kittdrüsen, die zwar schon von Lerebouillet gesehen und untersucht, aber in ihrer Structur falsch erkannt worden sind. Ich versuchte damals an in Spiritus oder trocken conservirten Exemplaren die Verbreitung dieser Drüsen bei den Decapoden festzustellen, kam aber zu keinem entscheidenden Resultate; es blieb nichts übrig, als auf die Gelegenheit einer Untersuchung an frischen Thieren zu warten, die sich mir erst im Herbst dieses Jahres durch einen mehrmonatlichen Aufenthalt auf den Balearen bot. Es genügte mir, einige Vertreter grösserer Gruppen in den Bereich der Untersuchung zu ziehen; die hier aufgezählten Decapoden sind bei weitem nicht die einzigen an Menorka's Küsten vorkommenden Species [2]), doch glaube ich, da ich bei allen untersuchten Formen die in Rede stehenden Drüsen nachweisen konnte, dass dadurch ihre allgemeine Verbreitung bei den Decapoden festgestellt ist.

[1]) Ueber die histologischen Vorgänge bei der Häutung von Astacus fluviatilis. Diese „Arbeiten" Bd. II. p. 141.

[2]) Eine Zusammenstellung der Crustaceenfauna der Balearen findet sich in dem ziemlich unvollständigen: Catálogo de los Crustacéos marinos observados en las costas de las islas baleares aus Apuntes para la Fauna Balear por D. Franc. Barceló y Combis in den Anal. de la Soc. Esp. de Hist. Nat. Tom. IV. 1875.

In Nachfolgendem werden bei den einzelnen Arten, die nach dem Handbuch der Zoologie II. Bd. von Gerstaecker angeordnet sind, die einzelnen Variationen beschrieben und beide Drüsenarten gleichzeitig behandelt.

---

1. Zunft. Decapoda genuina.

1. Horde. Brachyura Latr.

a. Fam. Cancrina. Gerst.

1. Grapsus varius Latr. Kleine, rundliche Drüsen, die seltener schwach verästelt sind und so einfachste, traubenförmige Drüsen darstellen, liegen im ganzen Oesophagus einzeln oder in kleineren Gruppen zwischen dem Chitinogengewebe und der Muskulatur im grosszelligen Bindegewebe; die Ausführungsgänge durchbohren das Epithel und münden zerstreut über der ganzen Chitinhaut, welche ganz mit Cuticularhärchen besetzt ist. Die Mündungscanäle erweitern sich in der Chitinhaut nach innen, also nach dem Lumen zu trichterförmig. Die Drüsenzellen sind wie überall in den untersuchten Fällen grosse, protoplasmareiche, konische oder mehr kubische Zellen, mit grossem, ovalen Kern, welche den sehr engen Ausführungsgang des Drüsenfollikels dicht umstehen.

Aehnlich gebaute Drüsen trifft man ausserdem noch in der Oberlippe und in der ersten und zweiten Maxille an, an ersterem Orte stehen sie in grossen Haufen zusammen und münden in zahlreichen engen Canälen nach aussen; in den beiden Maxillen stehen die rundlichen kleinen Drüsen, deren Zellen ebenso aussehen wie in den Drüsen des Oesophagus, ganz einzeln, nicht in Haufen und münden in Reihen zu mehreren zwischen dicken Chitinhaaren auf einer Seite aus.

Da das einzig untersuchte Exemplar ein Männchen war, so kann ich über Vorhandensein von Kittdrüsen nichts angeben.

2. Pilumnus hirtellus. Leach. Weibch. Die Drüsen liegen im Gewebe des Oesophagus in grösseren Häufchen zusammen, als kleine, runde Körperchen, welche mit konischen stark getrübten Zellen ausgefüllt sind; die Ausführungsgänge durchbohren als schmale, cylindrische Canäle die Chitinhaut; sie münden nicht einzeln, sondern in grösseren oder kleineren Gruppen vereinigt.

Kittdrüsen: In den falschen Füssen des Schwanzes liegen von der Wurzel beginnend bis an das Ende derselben runde Drüsenkörper mit konischen Zellen, deren enge Ausführungsgänge den Panzer durchbohren und auf der Fläche des Beines ausmünden.

3. Eriphia spinifrons. Herbst. Weibch. Speicheldrüsen: Ziemlich dicht unter dem Epithel des Oesophagus liegen in kleineren Gruppen

die rundlichen oder manchmal mehr länglichen Drüschen; die Ausführungsgänge stehen zu 3—6 beisammen. In der Oberlippe sind sie zu zwei grösseren Packeten angeordnet, die seitlich von der Mittellinie derselben liegen, und deren Ausführungsgänge in Gruppen bis 20 nach aussen münden; wie überall in den untersuchten Fällen, gehört zu jedem Drüsenkörper ein Ausführungsgang, ein gemeinschaftliches Einmünden mehrerer, gesonderter Säckchen in einen Gang, habe ich nicht beobachtet. Auch hier konnte ich in der ersten und zweiten Maxille Drüsen von rundlicher Form erkennen, die jedoch grösser waren als im Oesophagus; an der zweiten Maxille befindet sich eine Platte eingelenkt, welche hauptsächlich Sitz dieser Drüsen ist; auf ihrer, nach der Mundöffnung zu sehenden Seite läuft eine Doppelreihe von Chitinhaaren parallel dem Längsdurchmesser der Platte; neben diesen Haaren erkennt man auf den ersten Blick die grosse Zahl der Ausführungsgänge, die in einer eben solchen Reihe angeordnet sind; nur wenige Drüsen münden zwischen den Haaren und dem Rande der Platte aus.

Kittdrüsen: Auf der Unterseite des Schwanzes erkennt man seitlich von der Mittellinie eigenthümliche Zeichnungen, die sich durch ihre Farbe von den anderen Theilen abheben und ungefähr dieselben Stellen einnehmen, die ich vom Flusskrebs als den Sitz der Kittdrüsen beschrieben und abgebildet habe (cf. loc. cit. tab. VIII, Fig. 6); bei der vorliegenden Art entsteht diese Zeichnung fast allein durch die Anhäufung von Pigmentzellen; jedoch war es möglich, zwischen dem Pigment einzelne unzweifelhafte Drüsen und in dem Panzer Ausführungsgänge zwischen den zahlreichen Chitinhaaren zu erkennen. Da dies ein junges Thier war, so liegt die Vermuthung nahe, dass die völlige Ausbildung der Kittdrüsen erst zur Zeit der ersten Eiablage eintritt; die Vermehrung der Drüsen und die Bildung von Oeffnungen im Panzer dürfte sich wohl an die Häutungen anschliessen. Bei einem älteren Weibchen verhinderte das stark entwickelte Pigment und die zahlreichen Haare eine genaue Untersuchung; ich konnte zwar rundliche Körper von derselben Grösse wie anderwärts erkennen, die wohl als Kittdrüsen angesehen werden konnten, doch waren sie mit einer undurchsichtigen Masse erfüllt, die weder bei Zusatz von kaust. Ammoniak noch conc. Essigsäure sich aufhellte und andere Structurverhältnisse darbot. Sind damit die Kittdrüsen bei Eriphia auch nicht erwiesen, so scheint mir doch ihr Vorhandensein sehr wahrscheinlich zu sein.

4. Carcinus moenas. L. Speicheldrüsen: Die Drüsenmündungen auf der Chitinhaut des Oesophagus sind in einer Längsreihe angeordnet, die noch vor dem Eintritt der Speiseröhre in den Magen aufhört und etwa 6—8 gesonderte Gruppen von Mündungen umfasst, von denen Tab. 21, Fig. 2 einige abgebildet sind. Die Drüsenkörper von dem ge-

wöhnlichen, überall wiederkehrenden Bau liegen ausserhalb der Ringsmuskulatur der Speiseröhre und reissen, wenn man den Oesophagus auf die gewöhnliche Art herauspräparirt, sehr oft ab, bleiben zwischen Muskelbündeln, die zur Oberlippe oder zu den Kieferfüssen ziehen, in der Regel hängen; es ist nöthig, alle diese Theile mit herauszunehmen, das Organ zu härten und durch Querschnitte sich von der Lage der Drüsen, die, wenn sie nicht einzeln sondern mit einem oder mehreren, gemeinschaftlichen Ausführungsgängen münden würden, einer traubenförmigen Drüse gleichzusetzen wären, zu unterrichten.

Die Oberlippe enthält ebenfalls diese Drüsen in grosser Anzahl (cf. Tab. 21, Fig. 1), sie liegen in rundlichem Haufen jederseits der Mittellinie nach dem Rücken zu und münden in Gruppen bis zu 20 und mehr nach aussen.

Auch das erste Maxillenpaar ist vollgepfropft von Drüsen, bei denen es leicht gelingt, den Ausführungsgang von seiner Mündung bis zum Eintreten in den rundlichen Drüsenkörper zu verfolgen. Die Mündungen liegen auf beiden Seiten der Maxille. Die Untersuchung des zweiten Maxillenpaares führte wegen des starken Pigmentes und des dicken Chitinpanzers zu keinem bestimmten Resultat.

Kittdrüsen. Hier ist die Untersuchung wegen des reichlichen Haarbesatzes ausserordentlich erschwert, namentlich an den falschen Füssen, an welche die Eier angekittet werden. In der Chitinhaut an der unteren Seite des Schwanzes habe ich keine Drüsenmündungen gefunden, ebensowenig in dem Gewebe desselben Drüsen. An manchen Stellen des Chitinpanzers der Unterseite des Schwanzes tragen die einzelnen polygonalen Zellenbegrenzungen in ihrer Mitte einen helleren Fleck, der aber zu wenig bestimmt umgrenzt ist und eher eine leichte Verdickung als eine Drüsenmündung zu sein scheint, es wäre auch unverständlich, dass der Ausführungsgang die Chitinogenzelle durchbohren sollte.

5. Stenorhynchus longirostris. M. Edw. Männch. Speicheldrüsen: Auch hier konnten im Oesophagus Drüsen nachgewiesen werden, die im Bau von den oben beschriebenen kaum abweichen; besonders habe ich mir die sehr engen Mündungen auf der Chitinhaut des Oesophagus angemerkt. Das erste Maxillenpaar enthält in seinem blattförmigen Theile ebenfalls rundliche Drüsen, die einzeln nach aussen münden.

Kittdrüsen?

6. Dromia vulgaris Lam. Männch.. Speicheldrüsen: Ein Querschnitt durch den gehärteten Oesophagus gibt am schnellsten Aufschluss über die Lagerung der Drüsen (cf. Fig. 6): sie nehmen in grosser Zahl die beiden Längsseiten der im Qurschnitt langgezogenen Speiseröhre ein, während die kürzeren so gut wie frei bleiben; relativ weite Canäle in

der sehr dicken Chitinhaut dienen zur Ausmündung nach dem Innern. Die Drüsenläppchen sind auf dem Schnitt rund, ihre Zellen konisch, in geringer Zahl um den drehrunden Ausführungsgang gruppirt.

Oberlippen und Maxillen habe ich nicht untersucht.

Kittdrüsen?

b. Fam. Oxystomata. M. Edw.

Von dieser Familie ist mir kein Vertreter in die Hände gekommen.

2. Horde Anomura. M. Edw.

c. Fam. Lithodina. Gerst. 0.
d. Fam. Pagurina. M. Edw.

7. Pagurus maculatus. Risso. Weibch. Speicheldrüsen: Dieselben stehen in grösseren Haufen im Oesophagus zusammen, ebenso ihre Mündungen; auch die Oberlippe enthält ebenso gebaute Drüsen, deren Ausführungsgänge in Gruppen bis zu 20 nach aussen münden. In den Maxillen haben ich keine Drüsen gefunden.

Kittdrüsen. In den falschen Beinen des Abdomens, welche von der eigenthümlichen, taschenförmigen Verlängerung der Chitinhaut bedeckt werden, zieht ein ganzer Strang von rundlichen Drüsen (cf. Fig. 3), die einzeln hintereinander, selten zu zweien neben einander liegen, entlang; zu jeder Drüse lässt sich leicht der enge, die Chitinhaut durchbohrende Ausführungsgang erkennen. Die taschenförmige Hautfalte scheint völlig frei von Drüsen zu sein.

8. Pagurus Fab. sp.? striatus nahestehend. Männch. Speicheldrüsen: Hier ist fast wörtlich dasselbe zu wiederholen wie bei der vorhergehenden Species. cf. Fig. 4.

Kittdrüsen?

e. Fam. Hippidea Latr. 0.
f. Fam. Galatheidea Latr. 0.

3. Horde. Macrura Latr.

g. Fam. Loricata Gerst.

9. Palinurus vulgaris Latr. Männch. Dicht unter dem Cylinderepithel des Oesophagus liegen runde Drüsen, welche zu den kleinsten gehören, die ich bisher gesehen habe; nur 6—8 konische Zellen kleiden auf dem Querschnitt diese Drüsenmembran aus; die Kerne liegen dicht an der Membran, mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht auf dem der Zellen stehend. Ein kurzer Ausführungsgang windet sich durch das Epithel nach der Chitinhaut und mündet mit schmalem, cylindrischen Lumen; meist stehen mehrere Drüschen beisammen in einer Falte des Oesophagus; radiäre, sich

theilende Muskelfasern sondern die Drüsen von dem spärlichen grossblasigen Bindegewebe ab.

Ueber das Vorkommen dieser Drüsen in den Maxillen fehlen mir Präparate.

Kittdrüsen?

10. Scyllarus Fab. sp.? Männch. Auch hier liegen die Drüsen ganz dicht unter den langgestreckten Cylinderzellen der Speiseröhre; sie haben eine mehr ovale Gestalt und stehen als längliche Säckchen dicht gedrängt neben einander; kleinere Gruppen werden durch das Umfassen der gabelförmig sich theilenden, radiären Muskelfasern gebildet; die Chitinhaut ist an solchen Stellen fast siebförmig von den zahlreichen Ausführungsgängen durchlöchert. Ganz besonders stark ist die Ringsmuskulatur entwickelt, sie beträgt an Breite mehr als doppelt so viel, wie Chitinhaut, Epithel und Drüsenschicht zusammengenommen; ihre Contractionen müssen im Verein mit denen der radiären Muskeln von günstigstem Einflusse für die Entleerung der Drüsen sein.

h. Fam. Astacina Latr.

11. Astacus fluviatilis Rond. Speicheldrüsen: Hier habe ich den Angaben in meiner Dissertation noch hinzuzufügen, dass das erste Maxillenpaar in seinem mittleren, plattenförmigen Gliede etwa 20 rundliche Drüsen enthält, welche auf der nach aussen gekehrten Fläche ausmünden. Dieselben Drüsen liegen auch in der sogenannten „lingula", welche dicht am Eingang der Speiseröhre steht. Im Ganzen sind diese Drüsen kleiner, als die aus dem Oesophagus und gleichen mehr den Kiemendachdrüsen; bei anderen Decapoden ist jedoch kaum ein Unterschied zu erkennen.

12. Gebia littoralis Riss. Speicheldrüsen „auf einem Haufen angeordnet, Ausführungsgänge sich verästelnd, so dass eine einfache, traubige Form entsteht; Drüsenzellen konisch, Protoplasma stark getrübt", lautet meine Notiz über diesen Punkt bei der vorliegenden Species; Schnitte anzufertigen habe ich leider unterlassen.

Kittdrüsen: In dem vorletzten und letzen Schwanzsegment bemerkt man schon mit blossem Auge eine Anhäufung einer weissen Substanz unter dem Chitinpanzer, die bei der mikroskopischen Untersuchung als aus feinen Körnchen zusammengesetzt erscheint, denen sich Rudimente von Zellen und einzelne konische Zellen zugesellen; dergleichen findet man auch beim Flusskrebs ausserhalb der Laichzeit. In den falschen Füssen liegen kleine, runde Drüsenkörper in geringer Zahl, deren Ausführungsgänge leicht zu erkennen sind.

Aus der Familie Caridina Gerst. und Cumarea Kroyer fehlen mir Repräsentanten.

2. Zunft. Stomatopoda.

Hier hatte ich Gelegenheit aus der Familie der Squillina Gerst. Squilla mantis Rond. zu untersuchen, die ich mir von Triest (Baudisch) senden liess, leider aber bereits derart macerirt ankamen, dass die Chitinhaut allein nur brauchbar war. Der Oesophagus ist ausserordentlich kurz und führt gleich in den geräumigen Magen. Auf der Chitinhaut sah ich, da wo der äussere Panzer nach der Mundöffnung sich umbiegt, eine Reihe von kleinen Drüsenmündungen, die ich als hierher gehörig betrachte; diese Stelle ist auch noch dadurch ausgezeichnet, dass auf jedem Zellenfeld sich nur eine Cuticularleiste findet, während im Oesophagus resp. Magen deren 8—10 vorkommen.

An den breiten Füssen des Postabdomens gelingt es beim Weibchen ziemlich leicht, sich von dem Vorhandensein von Oeffnungen im Panzer zu überzeugen; ich kann noch hinzufügen, dass ich dieselben auch von einer philippinischen Species der Squilla gesehen habe.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass Squilla die Eier nicht am Abdomen mit herumträgt, sondern Eihaufen von bestimmter Form wie die nahestehende Gattung Gonodactylus Latr. bildet. Von Gonodactylus chiragra Fab. findet sich ein rundlicher Eihaufen von der Form eines ausgehöhlten Knopfes (cf. Tab. 21, Fig. 5) in der hiesigen Sammlung, den ich, da meines Wissens bis jetzt nichts darüber bekannt ist, hier abgebildet habe. Wenn nun auch wirklich die Squillinen ihre Eier an andere Orte ablegen, nicht an die Füsse des Postabdomens kitten, so spricht dies kaum gegen das Vorhandensein von Kittdrüsen, die wohl dann dazu dienen, die Eier in bestimmter Form an einander zu kitten, oder sie vielleicht an andere Gegenstände festzuheften.

Zum Schluss gebe ich noch eine tabellarische Uebersicht über das Vorkommen der beiden Drüsenarten bei Decapoden; + bedeutet „vorhanden", ? „nicht untersucht oder mit fraglichem Resultat", 0 „nicht gefunden" und — nur bei Kittdrüsen, wo ich nur Männchen der betreffenden Species untersuchen konnte, also über das Vorhanden oder Fehlen der Kittdrüsen keinen Aufschluss geben kann.

Species.	Speicheldrüsen			Kittdrüsen.		Bemerkungen.
	Oesophagus.	Oberlippe.	Maxilen.	Falsche Füsse.	Post-abdomen.	
1. Grapsus varius	+	+	+	—	—	Männchen
2. Pilumnus hirtellus	+	?	?	+	0	
3. Eriphia spinifrons	+	+	+	?	+	
4. Carcinus moenas	+	+	+	?	?	
5. Stenorhynchus longirostr.	+	?	+	—	—	Männchen
6. Dromia vulgaris	+	?	?	—	—	Männchen
7. Pagurus maculatus	+	+	0?	+	0	
8. Pagurus sp.?	+	+	0?	—	—	Männchen
9. Palinurus vulgaris	+	?	?	—	—	Männchen
10. Scyllarus sp.?	+	?	?	—	—	Männchen
11. Astacus fluviatilis	+	+	+	+	+	
12. Gebia littoralis	+	?	?	+	+?	
13. Squilla mantis	+ (Oesophagus u. Oberlippe)		?	+	0	

Tafelerklärung.

Fig. 1. Querschnitt durch die Oberlippe von Carcinus moenas. $^{50}/_{1}$.
a. Haufen von Speicheldrüsen.
b. Ausmündung einer Drüse.
c. Chitinhaut.
d. Chitinogengewebe (halbschematisch).
e. Grosszelliges Bindegewebe mit Muskelfasern.

Fig. 2. Ein Stück Chitinhaut aus dem Oesophagus von Carcinus moenas mit den Mündungen der Drüsen; die Skulpturen sind weggelassen. $^{120}/_{1}$.

Fig. 3. Ein falscher Fuss aus der Tasche des Postabdomens von Pagurus maculatus mit den Kittdrüsen, stark vergrössert.

Fig. 4. Querschnitt durch den Oesophagus von Pagurus sp.? $^{50}/_{1}$.
a. Speicheldrüsen.

Fig. 5. Eihaufen von Gonodactylus chiragra, etwas vergrössert; 14—18 mm. Durchmesser am Präparat.

Fig. 6. Querschnitt durch den Oesophagus von Dromia vulgaris schwach vergrössert schematisch.
a. Drüsenhaufen.
b. Ringmuskulatur.
c. Chitinogenzellen.

Einige Bemerkungen über die „Nephropneusten" v. Ihering's.

Von C. Semper.

In der v. Ihering'schen Monographie über das Nervensystem der Mollusken finden sich hie und da Sätze, welche wohl kaum in zureichender Weise begründet sein dürften. Es ist nicht meine Absicht, alle diese hier zu analysiren, da ich offen bekenne, dass ich weder Zeit noch Lust habe, die zu einer eingehenden Kritik nöthigen neuen Untersuchungen anzustellen. Wenn ich mir aber einen der schwachen Punkte heraussuche, da ich glaube, in den mir seit langen Jahren vorliegenden unpublicirten Beobachtungen hinreichendes Material zu seiner Kritik zur Verfügung zu haben, so thue ich dies nur, um auf dem von mir durch längere Zeit hindurch begangenen Felde meine selbstständig gewonnene Stellung zu wahren, und in der Hoffnung, man werde meine Weigerung, Alles, was Ihering sagt, zu unterschreiben, nicht auffassen als Ausdruck der Meinung, als theilte ich keine einzige seiner Ansichten. So betrachte ich als einen neuen und fruchtbringenden Gesichtspunkt z. B. die Annäherung von Chiton an Neomenia und Chätoderma, zu dessen festerer Begründung er wohl auf die von Reincke [1]) beschriebene Entwickelungsweise der Randstacheln der Chitonen hätte aufmerksam machen können; sie erfolgt hiernach in ursprünglich geschlossenen Hautfollikeln, genau wie bei den Borsten der Anneliden. Auch die Verhältnisse der Chitonenniere, die so abweichend von derjenigen der übrigen Mollusken ist, hätte er wohl mit berücksichtigen dürfen. Bedenklich scheint mir dagegen seine Begründung des Gegensatzes der Arthrocochlida und Platycochlida; denn das Strickleiternervensystem (der Pedalnerven)

---

[1]) Reincke, Beiträge zur Bildungsgeschichte der Stacheln etc. im Mantelrande der Chitonen. Z. f. w. Z. Bd. 18, 1868, p. 304, Taf. XXI und XXII. p. 311 weist er ausdrücklich auf die Annelidenborsten hin. In seiner Abbildung (Taf. XXI, Fig. 3) von Chitonellus sind die beiden Nerven, deren Bedeutung uns erst durch Ihering erklärt wurde, bereits abgebildet.

welches er bei Chiton[1]), Haliotis und Fissurella entdeckt hat, kommt zum Theil etwas metamorphosirt, auch echten Platycochliden zu (Vaginulus, Onchidium, Limax). Ja, bei Vaginulus ist es sogar in einer Beziehung typischer ausgebildet, als bei Chiton; denn die beiden von Ihering hier ganz übersehenen Pedalnerven tragen an den Stellen, wo sie durch die in Abständen von $^1/_3$—$^1/_2$ mm. auf einander ziemlich regelmässig folgenden Quercommissuren mit einander verbunden sind, Ganglienzellen in solcher Menge, dass dadurch echte Ganglienknoten gebildet werden; und es vereinigen sich zweitens die beiden primären Pallialnerven — welche bei Vaginulus in die Leibeshöhle hinein gerathen sind und desshalb wohl von Ihering als die Pedalnerven angesehen wurden — jederseits mit dem entsprechenden Pedalnerven, gerade so, wie dies bei Chätoderma die beiden Längsnerven jeder Seite nach Graff thun. Umgekehrt stehen bei Chiton die Pallialnerven nicht mit den Pedalnerven in Verbindung; diese vereinigen sich vor dem After, jene hinter demselben. Es ist indessen nicht meine Absicht, hier auf eine Vergleichung des Nervensystems der Mollusken einzugehen; die obigen kurzen Bemerkungen mögen genügen, um zu zeigen, dass derjenige Charakter, welcher allein oder doch vorzugsweise Ihering bestimmt, die Arthrocochliden direct von den Anneliden abzuleiten — das Strickleiternervensystem des Fussmarkes — auch ziemlich deutlich erkennbar bei den von den Plattwürmern abgeleiteten Platycochliden vorkommt. Die Ihering'sche Entdeckung des Strickleiternervensystems bleibt unter allen Umständen ein hübscher Griff; und wenn damit auch nicht, wie Ihering wohl in etwas jugendlicher Begeisterung meint, der Beweis polyphyletischer Abstammung der Mollusken wirklich bereits erbracht worden ist, so wird er doch nicht unbedeutenden Einfluss äussern, wie er denn mir selbst schon — ich gestehe das gerne — zur Entdeckung des eigenthümlichen Strickleiternervensystems von Vaginulus verholfen hat.

Die Punkte, auf die ich hier etwas näher eingehen möchte, sind die Stellung von Veronicella und Onchidium zu den übrigen Zwitterschnecken und die neue Gruppe der Nephropneusten. Hier ist nun vor Allem ein

[1]) Chiton soll nach Ihering keine „Ganglienknoten“ im Bereich der Pedalnerven haben. Das ist richtig, wenn man den Nachdruck auf das Wort „Knoten“ legt. Ganz falsch aber würde es sein, wollte man nun annehmen, auch die Ganglienzellen fehlten hier; sie sind vielmehr in massenhafter Entwickelung vorhanden, nicht kleiner als die des Schlundringes und seiner Ganglienknoten, und sie bilden bis an das hinterste Fussende eine continuirliche Lage um und an den Pedalnerven. Auch die Pallialnerven sind hier von den gleichen — allerdings recht kleinen — Ganglienzellen umgeben. Ich verstehe nicht recht, wie Ihering dieselben hat übersehen können, was aber doch der Fall gewesen zu sein scheint.

Beobachtungsfehler zu berichtigen, für den nicht Ihering, sondern mein verstorbener Freund Keferstein [1]) verantwortlich ist. Derselbe beschreibt genau den Verlauf einer von der sogenannten Geschlechtsöffnung bei Onchidium ausgehenden Rille, die er ohne weiteres Samenrille nennt; er gibt ganz richtig an, dass sie nicht an die zwischen beiden Tentakeln gelegene Oeffnung der männlichen Begattungsapparate herantrete, und er beruft sich dabei auf die gleichlautenden Bemerkungen Blainville's und Cuvier's. Ich kann hinzufügen, dass sie sich unter die Unterlippe herunterbiegt und hier in einem breiten Spalt zwischen dieser und dem Vorderrand des Fusses endigt, in welchen sich die sehr kleine, aber bei fast allen [2]) bisher von mir untersuchten (5) Arten deutlich vorhandene sackförmige Fussdrüse öffnet. Diese letztere, bekanntlich bei Veronicella und den Limacinen so stark entwickelt, finde ich nirgends in den anatomischen Beschreibungen der Gattung Onchidium erwähnt.

Trotzdem also erwiesen ist, dass diese Furche nicht an die männlichen Begattungsorgane herantritt, bezeichnet Keferstein sie doch in entschiedenster Weise als Samenrille. Und obgleich er bald darauf bei Vaginulus [3]) eine solche Rille, die von der Geschlechtsöffnung in die Nähe der Begattungsorgane führte, nicht findet, er ferner erwähnt, dass Blainville auf's Bestimmteste behauptet habe, es verlaufe vom Penis aus der Samenleiter in der Körperwand bis zur Genitalöffnung, und er endlich ausdrücklich auf die nahe Verwandtschaft oder Aehnlichkeit zwischen Peronia und Veronicella hinweist: so fühlt er sich doch nicht veranlasst, seine früheren Angaben über die Samenrille der ersteren Gattung einer abermaligen Prüfung zu unterziehen. Ihering adoptirt Keferstein's Ansicht, ohne ihn auch nur im Literaturverzeichniss zu citiren; es scheint also, dass er durch eigene Untersuchung zu demselben Resultat, wie Keferstein, gekommen ist.

Trotzdem ist dies völlig falsch. Wenn die besprochene Rille überhaupt etwas mit der Ausübung der Geschlechtsfunctionen zu thun hat, so kann sie unter keinen Umständen als eine äussere Zuleitungsrille des Samens zu dem Penis, sondern höchstens als weibliche Genitalfurche angesehen werden. Denn es öffnet sich an der dicht neben dem After

---

[1]) Keferstein, Ueber die Geschlechtsorgane von Peronia verruculata. Z. f. w. Z. Bd. 15, 1865, p. 87 und 88.

[2]) Bei der typischen Onchidium typhae, von der mir zwei Exemplare durch Stoliczka zugeschickt wurden, habe ich diese Fussdrüse nicht finden können; doch will ich nicht behaupten, dass sie wirklich fehle; der Erhaltungszustand liess leider eine sorgfältige Untersuchung nicht zu.

[3]) Keferstein, Anatomische Untersuchung von Veronicella Bleekerii. Z. f. w. Z. Bd. 15, 1865, p. 122.

liegenden Genitalöffnung eben nur der Eileiter; der Samenleiter geht, mehr oder minder weit von jener Rille entfernt, und als überall geschlossener Canal tief in die Muskulatur der Seitenwand des Fusses, eingegraben bis an den Penis, um hier in bekannter Weise sich an diesen anzusetzen. Sowohl die Arten der Gattung Onchidium (auch die typische O. typhae), wie die der Gattung Onchidella verhalten sich in dieser Beziehung völlig gleich. Es genügt eine einigermassen sorgfältige Untersuchung durch Querschnitte — die ich bereits vor 17 Jahren in Zamboanga machte, um mich über diesen Punkt zu orientiren —, an verschiedenen Stellen des Körpers (natürlich nur rechts), um sich überall von der Anwesenheit eines echten geschlossenen Samenleiters zu überzeugen. Genau die gleiche Lage hat er bei Vaginulus, wie schon Blainville gewusst hat; nur ist hier der in der Muskulatur verborgene Theil weit kürzer, als bei Onchidium, da die weibliche Geschlechtsöffnung viel weiter nach vorn liegt.

Die von Ihering nur angedeutete und gleich darauf ziemlich entschieden abgewiesene Möglichkeit, dass — wie es die Samenrinne zu beweisen scheine — Onchidium direct von den mit einer echten Samenrinne versehenen Steganobranchien abzuleiten sei, wird hierdurch entschieden widerlegt. Denn es stimmt die Gattung Onchidium in allen Einzelheiten ihres Geschlechtsapparates mit den beschalten „Nephropneusten“ und zum Theil auch mit den Phanerobranchien überein. Es könnte also scheinen, als ob die zweite von Ihering hingestellte Alternative in ihr Recht eintrete; dass Onchidium und Vaginulus als die primitivste Gruppe in derjenigen Entwickelungsreihe der Zwitterschnecken anzusehen seien, die er Nephropneusten nennt, und dass sie diese direkt mit den Phanerobranchien verbände.

Ich muss indessen gegen diese Annahme entschiedenste Einsprache erheben und ebensowenig kann ich die Charakterisirung der Gruppe der Nephropneusten gelten lassen. Ich habe vielmehr die Ueberzeugung gewonnen, dass Vaginulus und Onchidium nur das eine Ende einer bestimmten Entwickelungsreihe der Stylommatophoren bezeichnen, nicht aber den Ausgangspunkt derselben, und ferner, dass die mit grosser Lungenhöhle versehenen „Nephropneusten“ doch wahrscheinlich durch die „Steganobranchien“ mit den „Phanerobranchien“ zusammenhängen. Das heisst also, ich kann die Ihering'sche Ableitung der Lunge der Stylommmatophoren aus einem Abschnitt der Niere der Phanerobranchien nicht gelten lassen, sie ist vielmehr eine zu Luftathmung eingerichtete echte Kiemenhöhle.

Zunächst ist zu erwähnen, dass Ihering's Gedanke recht alt ist; schon Oken und Souleyet haben die Niere der Nacktschnecken des Meeres (Elysia etc.) als eine Lunge aufgefasst; ob man aber die Lunge eine umgewandelte Niere nennt oder diese als Lunge bezeichnet, ist doch offenbar

ziemlich gleich. Ich meinerseits vermag keinen sonderlichen Unterschied hierin zu erblicken.

Nach Ihering hat sich also aus einer ursprünglichen echten Niere allmälig zunächst die Lunge der Onchidium und Vaginulus, und aus diesen die der beschalten oder nackten Stylommatophoren entwickelt. Zwei der drei hierfür angegebenen Argumente aber sind falsch [1]), wenigstens nicht in der von Ihering ihnen gegebenen Fassung richtig. Ich finde diese beiden Argumente in folgendem Satz: Er sagt (p. 226) „Letztere“ (die Lungenöffnung der Nephropneusten nemlich) „entspricht aber ihrer Lage nach genau der Oeffnung der Niere bei den übrigen Opisthobranchien und es entsteht daher sofort die Vermuthung, es möge das Organ, welches hier functionell als Lunge erscheint, morphologisch die Niere sein. Diese Vermuthung wird zur vollen Gewissheit erhoben durch die histologische Untersuchung der drüsigen Wandungen des betreffenden Organes, welche in den Zellen die wohlbekannten Harnconcremente nachweist“.

Es könnte hiernach erstlich scheinen, als habe v. Ihering in der drüsigen Wandung der Lunge selbst jene Harnconcremente gefunden. Ich bedaure, ihm hierin entschieden widersprechen zu müssen: die wirkliche Lunge enthält nie eine Spur der Concremente. Diese kommen vielmehr ausschliesslich, wenn überhaupt [2]), in einem Organ vor, welches der Lunge

---

[1]) Auch der darauffolgende Satz enthält einen wesentlichen Irrthum. Ihering sagt hier, es seien die Onchidien bekanntlich Thiere von amphibischer Lebensweise, bei denen die Luftathmung noch nicht die ausschliessliche sei. Er ignorirt dabei, dass Keferstein aus der Untersuchung der histologischen Structur der Rückenanhänge von Onchidium verruculatum schon gefolgert hat, dass diese keine Kiemen sein könnten. Das ist völlig richtig. Die Mehrzahl der Onchidien hat diese Pseudokiemen gar nicht; wo sie vorkommen (verruculatum, Peronii, tonganum etc.), enthalten sie kaum Gefässe, sondern fast ausschliesslich dichtgedrängte Gruppen von einzelligen Drüsen Die Thiere sind auch gar nicht mehr amphibisch, als es z. B. die Auriculaceen sind, ja selbst weniger; ein in tiefes Wasser gesetztes Onchidium verruculatum kriecht sofort wieder heraus. Nie habe ich ein Exemplar dieser Gattung auf meinen Reisen so recht im Wasser, sondern immer nur am oder halb im Wasser gefunden, in Gesellschaft von Insecten, Spinnen, luftathmenden Krebsen (Gecarcinus) und Schnecken. Von wirklicher Kiemenathmung kann in der That hier nicht die Rede sein. Wenn einzelne Arten wirklich, wie das mitunter von älteren Reisenden angegeben wird, längere Zeit, bis zu 24 Stunden oder selbst mehr, unter Wasser bleiben, so beweist das noch durchaus nicht, dass sie zu dieser Zeit mit ihren sogenannten Kiemen athmen; es hängt das vielleicht mit ihrer sehr eigenthümlichen und unter Schnecken ganz unerhörten Nahrungsweise zusammen. Sie fressen nemlich, wie die Holothurien, nur Meeressand.

[2]) In der Mehrzahl der Fälle fehlen bei Vaginulus und Onchidium sicherlich die bei den Heliceen so charakteristischen Harnconcremente. Bei oberflächlicher

hart anliegt, neben dieser und theilweise von ihr umschlossen bis zu dem ziemlich weit vorn, oft selbst in der Mitte des Körpers — genau wie bei Vaginulus — liegenden Herzbeutel hinzieht, und die wirkliche echte Niere ist. Ihre histologische Structur ist durchaus abweichend von derjenigen der Lunge, stimmt aber mit der der Stylommatophorenniere überein.

Man könnte hiergegen vielleicht einwenden, es sei trotzdem jene Lunge dem ausführenden Abschnitt der Niere oder dem Urinleiter gleichzustellen. Dagegen hätte ich freilich zu bemerken, dass die bei Vaginulus und Onchidium ganz gleich gebaute (in der Lungenhöhle liegende) echte Niere sich ihrem Bau nach genau ebenso verhält, wie die der Doriden und beide Abschnitte erkennen lässt, und zweitens, dass bei sehr vielen Stylommatophoren die beiden typischen Abschnitte, welche Bergh unterscheidet, die Urinkammer und der Urinleiter ganz deutlich entwickelt sind, obgleich daneben noch eine Lungenhöhle vorhanden ist. Wollte also Ihering trotzdem die Lunge als den erweiterten Endabschnitt der ursprünglichen Niere ansehen, so hätte er anders, als durch die falsche Behauptung, es kämen in der Lunge der Onchidien Harnconcremente vor, den Nachweis zu führen, wie aus den ursprünglichen zwei äusseren [1]) Abschnitten der Niere der Phanerobranchien die von ihm angenommenen drei Abtheilungen der Stylommatophoren-Niere hätten werden können.

Auch der erste oben citirte Satz enthält eine schwerwiegende Unrichtigkeit. Er sagt, es liege die Athemöffnung der Onchidien und Vaginulus genau da, wo sich bei den übrigen Opisthobranchien die Nierenpore finde. Das ist eigentlich vollständig falsch. Bei allen „Phanerobranchien" und „Sacoglossen", auf die allein es hier ankommt, da Ihering selbst die „Steganobranchien" bei Seite geschoben hat, liegt die Nierenpore in der Nähe des Herzbeutels. Da der letztere nun bei der grossen Mehrzahl dieser Formen weit vorn und meist nach rechts geneigt liegt, so

---

Untersuchung, wenn man nemlich Lunge und Niere in Fetzen reisst, und zerrupft, könnte es allerdings scheinen, als seien doch bräunlich gelbe, sehr unregelmässige Concremente vorhanden. Schnitte lehren, dass diese ausschliesslich im Gewebe der Lunge vorkommen, und eine genauere Untersuchung und Vergleichung zeigt denn auch, dass dies nur Pigmenthäufchen, aber keine Harnconcremente sind. Sollte sich Ihering vielleicht durch diese haben täuschen lassen?

[1]) Der dritte bei den Phanerobranchien und Steganobranchien vorhandene Abschnitt der Niere, die Nierenspritze (Bergh), welche die Höhlung der Niere mit derjenigen des Herzbeutels in Verbindung setzt, war bisher bei den Stylommatophoren nicht bekannt; auch ich habe Jahre lang vergeblich darnach gesucht. Sie ist dennoch bei Helix, wie bei Vaginulus vorhanden; sorgfältig hergestellte lückenlose Schnittreihen haben dies Resultat völlig sicher gestellt. Der in den Herzbeutel sich öffnende Trichter der Nierenspritze wimpert, wie bei allen Mollusken.

befindet sich die Nierenpore meist an der rechten Seite des Thieres und sehr weit vorn; so z. B. liegt sie bei den echten Aeolidien (Cratena, Flabellina etc.) unter dem zweiten Papillenkissen. Auch wo das Herz, wie bei Placobranchus fast in der Mitte des Rückens liegt, findet sich die Nierenpore rechts davon, also seitlich. Nur bei den Doriden und einigen anderen Familien findet sie sich, wie der After in oder doch sehr nahe an der Mittellinie am hinteren Ende des Körpers; an diese allein kann also auch Ihering wohl nur gedacht haben. Aber auch hier nimmt sie thatsächlich meist eine andere Lage ein, als bei Onchidium; bei dieser Gattung liegt sie hinter dem After an der Unterseite des Mantels, in der Furche zwischen diesem und der Fussspitze; bei den Dariden liegt sie mit dem After zusammen auf der Rückenfläche des Mantels. In der Mehrzahl der Fälle ist also, ganz im Gegensatz zu Ihering's Behauptung, keine Uebereinstimmung in der Lage der Nierenpore bei Onchidien und den übrigen Opisthobranchiern vorhanden; und wo sie annähernd, wie bei den Doriden, stattzufinden scheint, ist sie keinesfalls so genau, wie Ihering meint.

Der Nachweis, dass die Beobachtungsgrundlage, auf welche Ihering seine Auffassung gründet, falsch ist, könnte ein weiteres Eingehen fast überflüssig machen. Es ist indessen ein dritter Punkt, auf welchen Ihering auch noch Gewicht legt, der Thatsache nach richtig, indessen, wie mir scheint, von ihm falsch gedeutet worden. Er sieht in dem Factum, dass Vaginulus wie Onchidium opisthobranch sind [1]) — wie die „Phanerobranchien" — einen weiteren Beweis dafür, dass diese beiden Gattungen auch die niedriger stehenden sein, und als Ausgangspunkt für die phylogenetische Erklärung der übrigen „Nephropneusten" benutzt werden müssten. Er meint, es sei in der bei diesen beiden Gattungen vorhandenen Lunge bereits die Lunge der beschalten Stylommatophoren gegeben, wenigstens der Anlage nach, und es brauche nur eine allmälige Dislocation und Erweiterung zu erfolgen, um aus ihr die Lunge und Niere etwa einer Helix zu entwickeln.

Es lässt sich hiergegen doch wohl eine andere und wie mir scheint, besser berechtigte Deutung aufstellen; die nemlich, dass die opisthobranche Natur von Onchidium und Vaginulus nur eine Folge der gänzlich verdrehten Lage der Lungenhöhle ist. Es liegt auf der Hand, dass die Herzkammer sich nach vorn, der Vorhof nach hinten richten muss, wenn die Lunge sich vom Vordertheil des Thieres zurückzieht und ganz nach hinten rückt,

[1]) Er vergisst dabei, dass auch Limax und Arion opisthobranch sind; auch bei diesen beiden „Nephropneusten" tritt der Vorhof von hinten her an die Kammer und empfängt — wie bei den Opisthobranchiern — die Lungengefässe von hinten. cf. Bronn, Thierreich. Bd. III, 2. Taf. CIV, Fig. 3.

während das Herz vorne liegen bleibt, wie es der Fall ist. An und für sich kann also die Thatsache, dass diese beiden Gattungen opisthobranch sind, nicht ohne Weiteres als ein Argument für ihre Uebergangsstellung zu den opisthobranchen Phanerobranchien gelten. Es müssten andere Beweisgründe hinzukommen. Diese aber fehlen. Ich will kein Gewicht auf die Flimmerrinne legen, da sie sicherlich derjenigen der Steganobranchien nicht entspricht, wenn diese wirklich überall eine Samenrille ist. Die Geschlechtsorgane der Onchidiaceen sind durchaus übereinstimmend mit denen der übrigen Stylommatophoren, und sie schliessen sich viel enger an die eines Theils der Steganobranchien, als an die Mehrzahl der gleichen Organe bei den Phanerobranchien an; unter diesen sind es eigentlich nur die echten Doriden, die in der Beziehung mit jenen einigermassen stimmen, diese aber sind sicherlich — wie auch Ihering anzunehmen scheint — nicht die einfachsten Phanerobranchien. Die Niere ist gleichfalls grade bei den einfacheren Phanerobranchien wesentlich (im Detail wenigstens) anders gebaut, als bei den Onchidiaceen, welchen letzteren die stark verästelten Nierencanäle (Scyllaea, Placobranchus etc.) vollständig mangeln; bei allen „Nephropneusten" wie „Steganobranchien" ist der drüsige Theil der Niere wesentlich compact. Auch im Nervensystem schliessen sich Onchidium und Vaginulus nicht an die einfacheren Phanerobranchien, sondern vielmehr an die Steganobranchien oder die höheren Familien jener Gruppe an.

Nimmt man dagegen an, es stellten die Onchidiaceen — neben mehreren anderen (Zonitidae, Limacidae etc.) — nur den Endpunkt einer aus den Steganobranchien ableitbaren Entwickelungsreihe dar, so würden alle jene Gegensätze zu den Phanerobranchien von keiner Bedeutung mehr sein, da jene ja zunächst aus beschalten Lungenschnecken, und diese wieder aus beschalten Kiemenschnecken abzuleiten wären. Diese letzteren behielten ihre Stellung zu den Phanerobranchien vollständig bei; ebensowenig würde das Mindeste in der Stellung der Basommatophoren — oder Branchiopneusten — verändert. Die Nephropneusten selbst würden nicht als Gruppe (Unterordnung) fallen, da sie in der That in vielen Dingen sowohl den Basommatophoren, wie den Steganobranchien gegenüberstehen; aber ihre Lunge wäre nichts desto weniger mit derjenigen der Wasserlungenschnecken identisch und nicht als eine umgewandelte Niere zu betrachten. Der alte Name der Stylommatophoren wäre daher beizubehalten.

Ein wesentliches indirectes Argument, das ich noch für meine Ansicht anführen kann, glaube ich der Entwickelungsgeschichte — trotz Ihering — entnehmen zu dürfen. Es ist ein allgemein anerkanntes Gesetz, dass in der Regel — allerdings nicht immer (Peneus) — die abgekürzte Entwickelung bei den am Ende einer Entwickelungsreihe stehenden (sogenannten höheren)

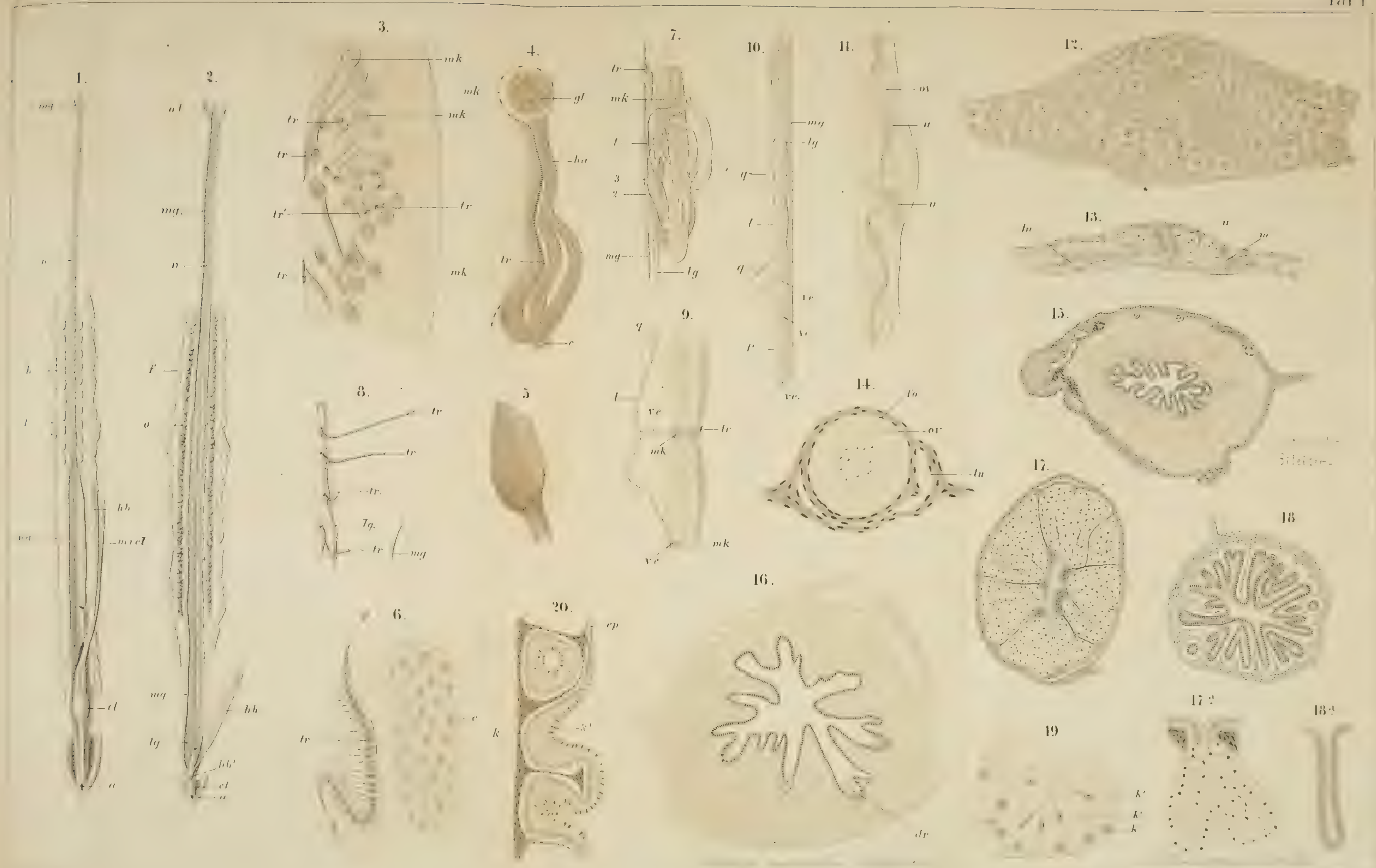
Thierformen eintritt. Nun entwickeln sich alle bis jetzt untersuchten Protocochlides, Planerobranchien und Sacaglossa in der wenigst abgekürzten Weise, ihre Larven haben die grösste Umwandlung zu bestehen. Bei den Steganobranchien finden sich dieselbe Larvenform, dieselben Larvenorgane, aber die Entwickelung ist doch schon directer, da die Thiere die Schale behalten. Bei den Pulmonaten (unter die ich nur Ihering's Branchiopneusta und Nephropneusta bringe), fehlt meistens die gedeckelte Larvenschale, es treten zwar neue Larvenorgane auf, aber dies sind embryonale Organe: das junge aus dem Ei kriechende Thier ist, abgesehen von den Auriculaceen, schon keine Larve mehr. Bei Vaginulus endlich fehlen, wie ich aus eigener Untersuchung weiss, nicht blos Larvenorgane, sondern auch alle embryonalen Organe; ihre Embryonen haben weder Schwanz- noch Kopfblasen und selbst die primären Nieren fehlen hier gänzlich. Die Keimblase wandelt sich direct im Ei in einen vollständig ausgebildeten Vaginulus um. Wie sich Onchidium verhält, ist leider unbekannt [1]; soviel ich auch nach ihren Eiern gesucht habe, so ist es mir doch nie gelungen, derselben ansichtig zu werden.

Es leidet für mich hiernach keinen Zweifel, dass Vaginulus gerade so gut eine nackt gewordene Lungenschnecke ist, wie Limax, Arion, Tennentia, Anadenus, Testacella etc. und ich bezweifele ebensowenig, dass ihre Lunge nicht aus der Niere der Phanerobranchien, sondern aus der Kiemenlunge der Stylommatophoren und Basommatophoren und durch diese aus der Kiemenhöhle der Steganobranchien abzuleiten ist. Dies Resultat wird bestätigt durch den Bau der Geschlechtstheile, wie ich demnächst an einem anderen Orte auseinandersetzen werde.

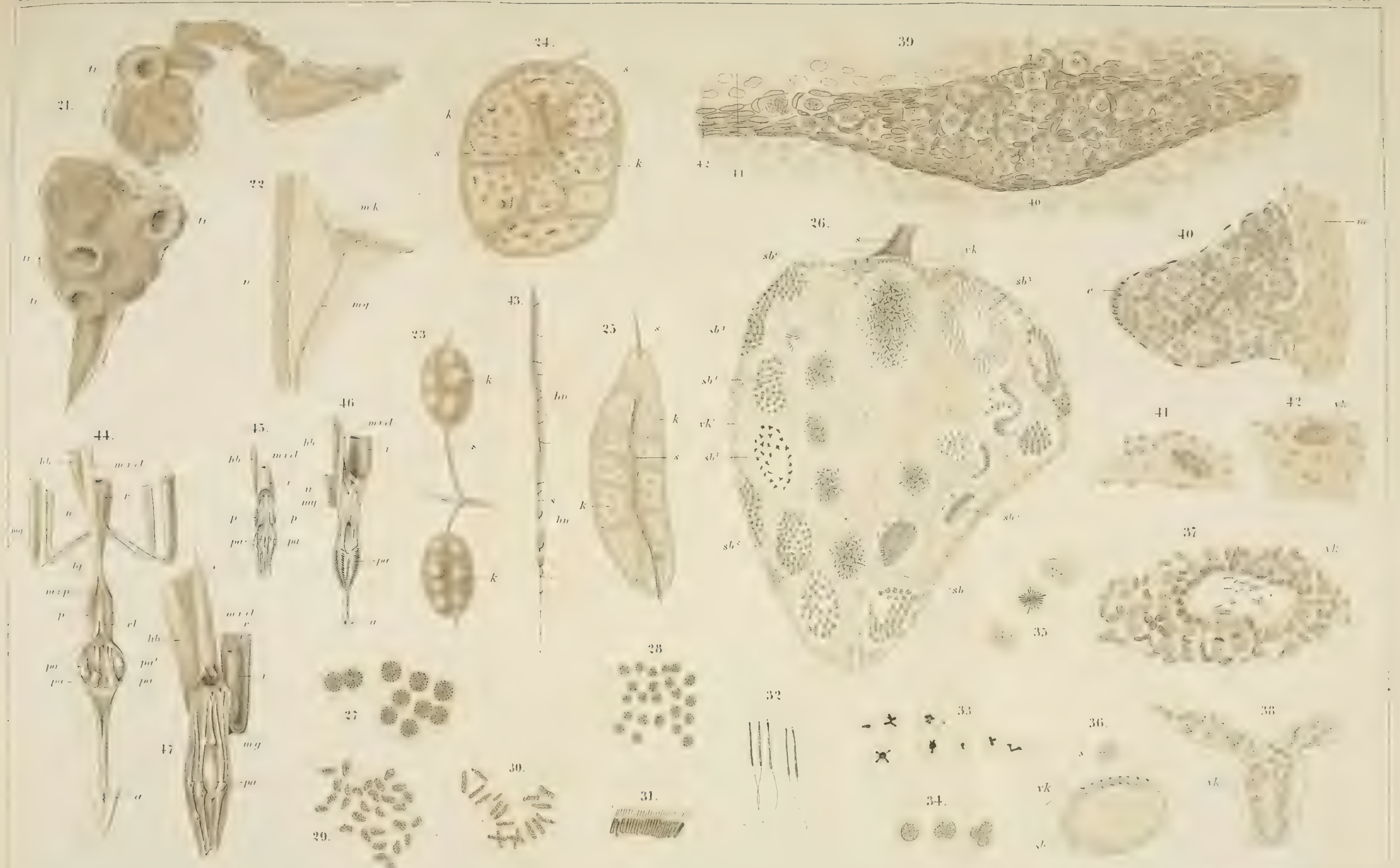
[1]) Eine kurze Bemerkung von Stoliczka scheint anzudeuten, dass auch hier eine directe Entwickelung — ohne Larve und Larvenschale — eintrete; denn er sagt, er habe ganz kleine Thiere in Haufen beisammen in tiefen Erdlöchern gefunden.

Würzburg, den 6. Januar 1877.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

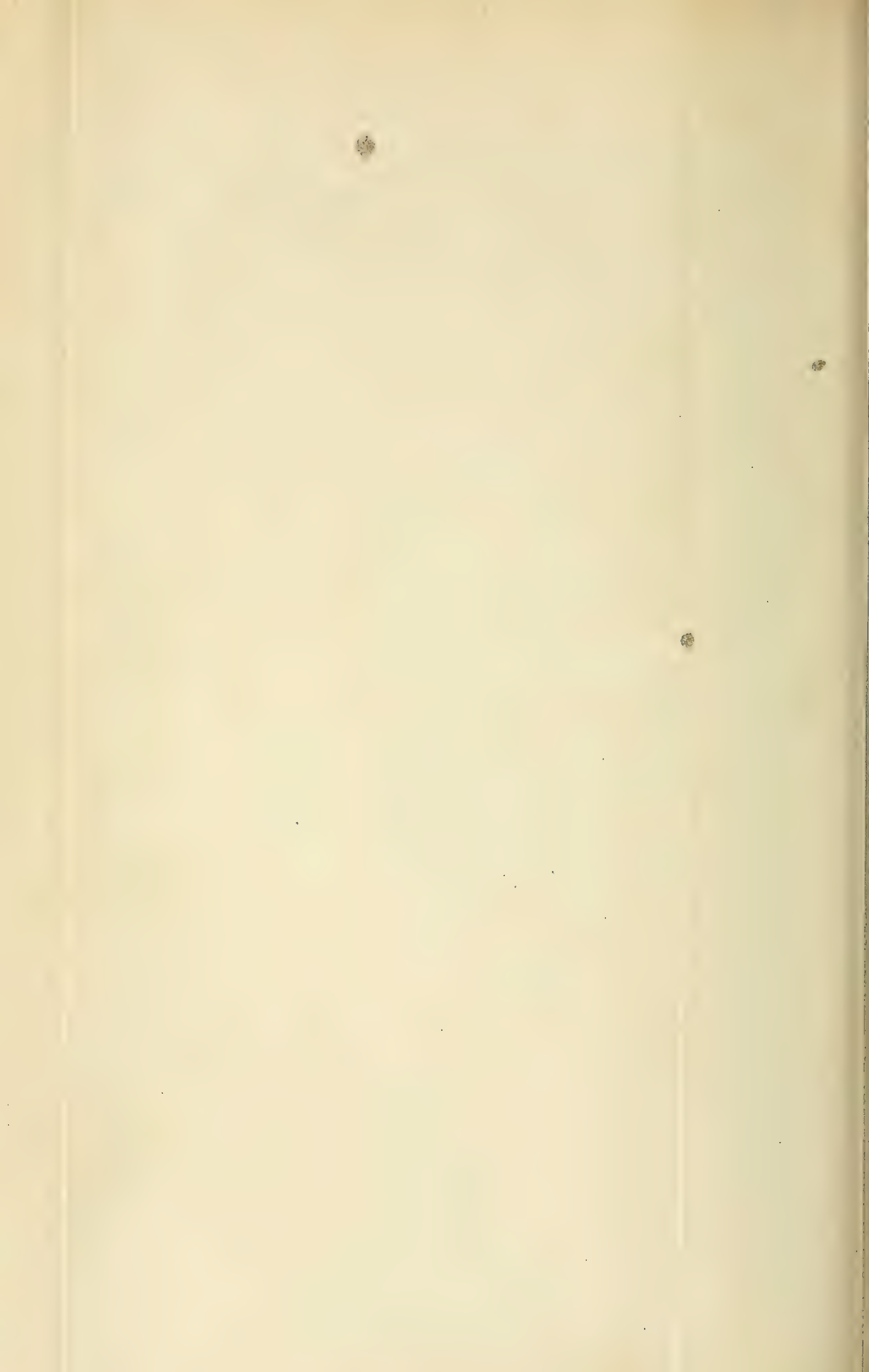


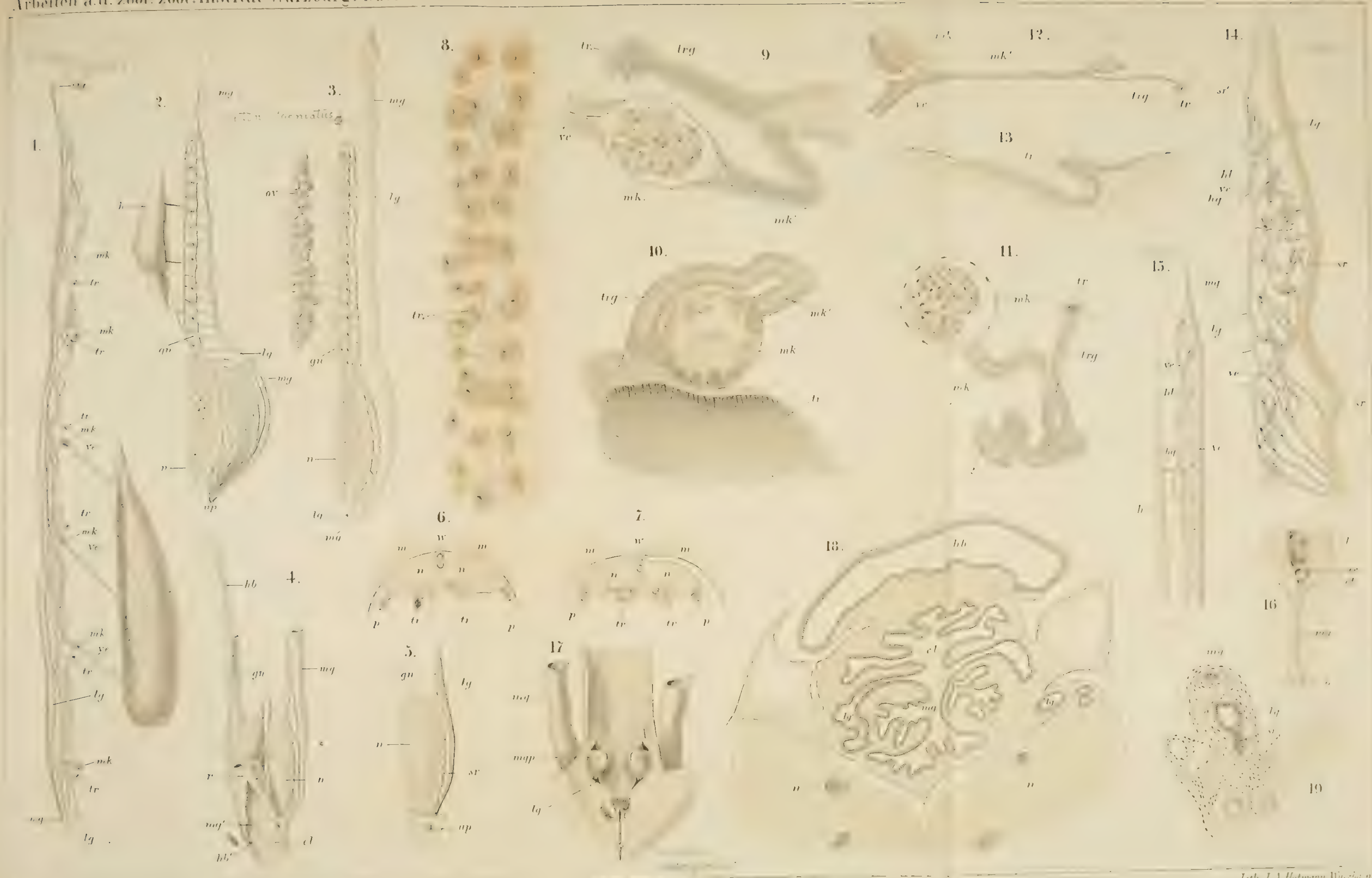




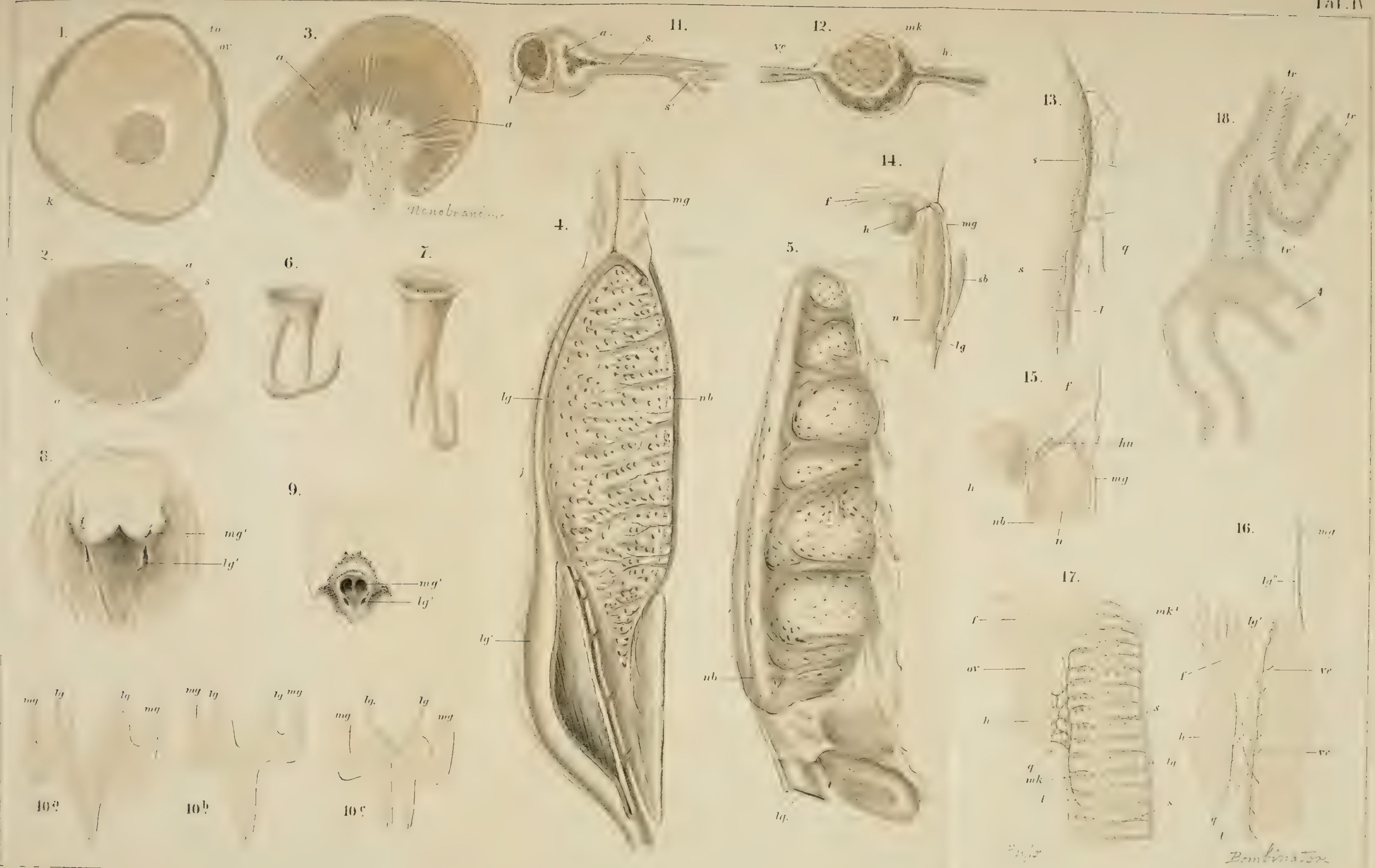
Spengel, del.

Lith. J. A. Hofmann, Würzburg

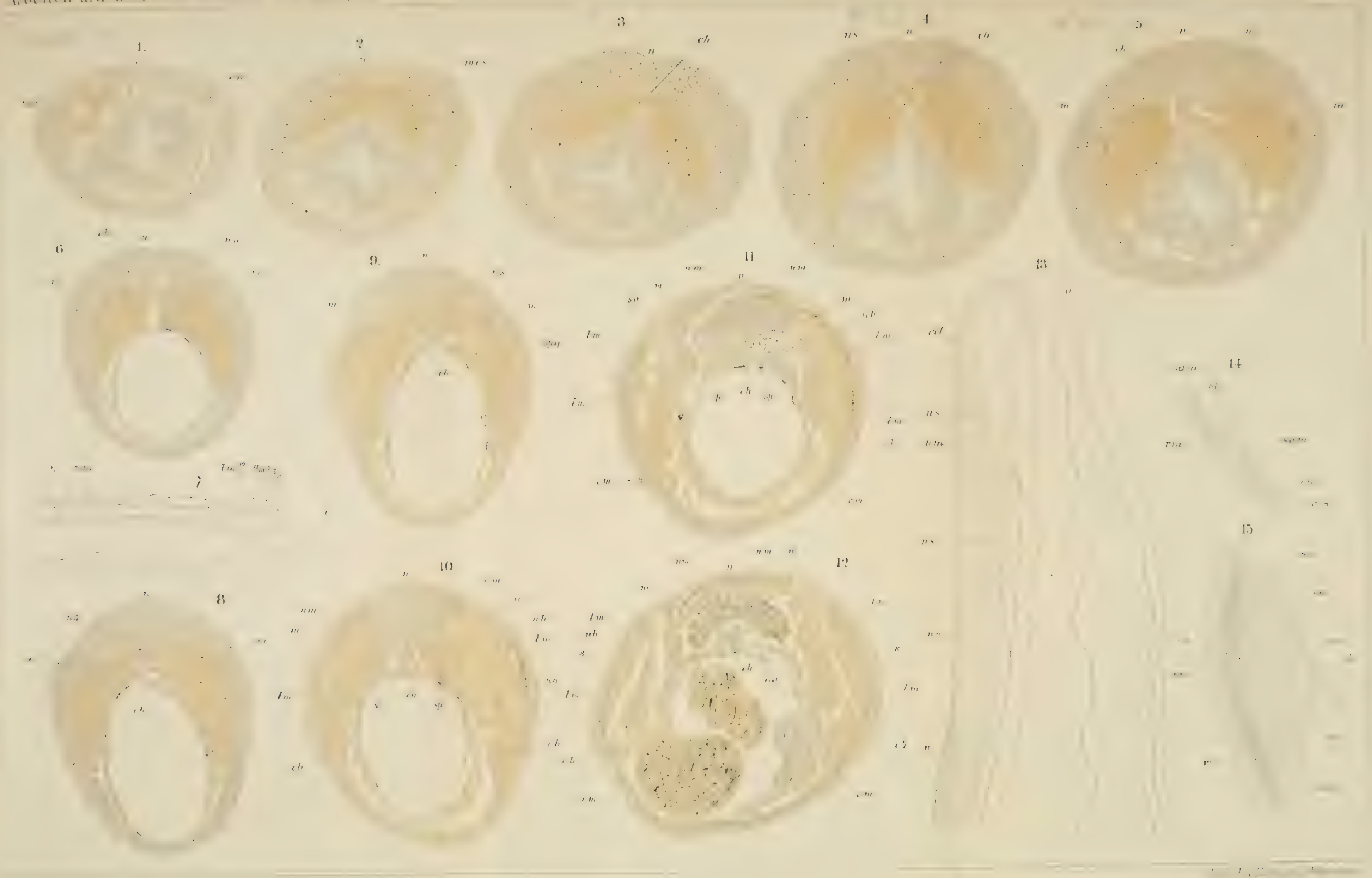




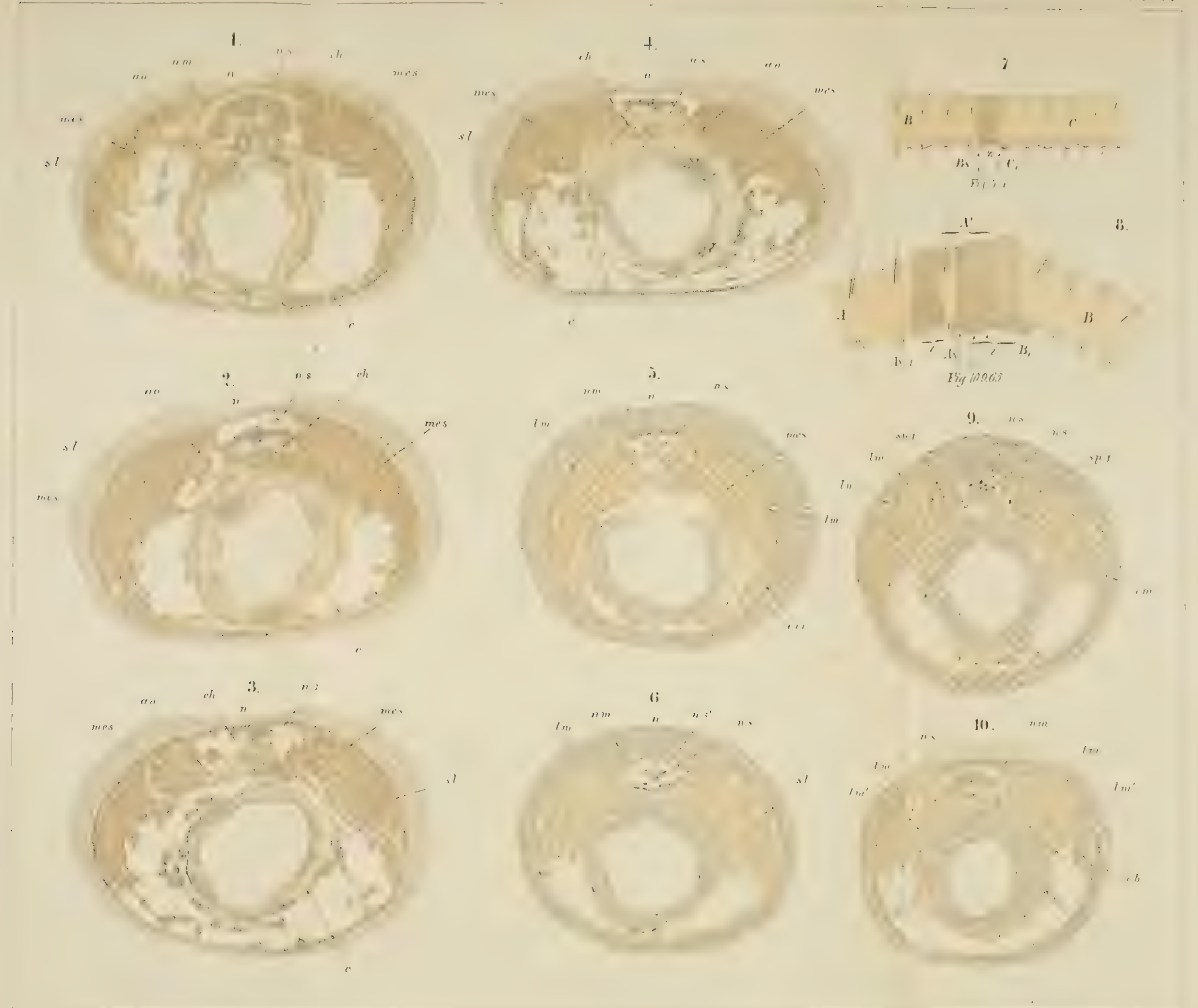



1.
to
ov
k
3.
a
a
11.
a.
s.
l
s'
12.
mk
ve
h.
13.
s
s
q
l
18.
tr
tr
tr'
4
14.
f
h
mg
sb
n
lg
4.
mg
lg
nb
lg'
5.
nb
lq.
15.
f
hu
mg
h
nb
n
2.
a
s
a
6.
7.
8.
mg'
lg'
9.
mg'
lg'
16.
mg
lg''
lg'
ve
ve
h
f'
q
l
17.
mk'
f
ov
h
s
q
mk
lg
l
s
mg
lg
mg
10a
10b
10c
Bombinator



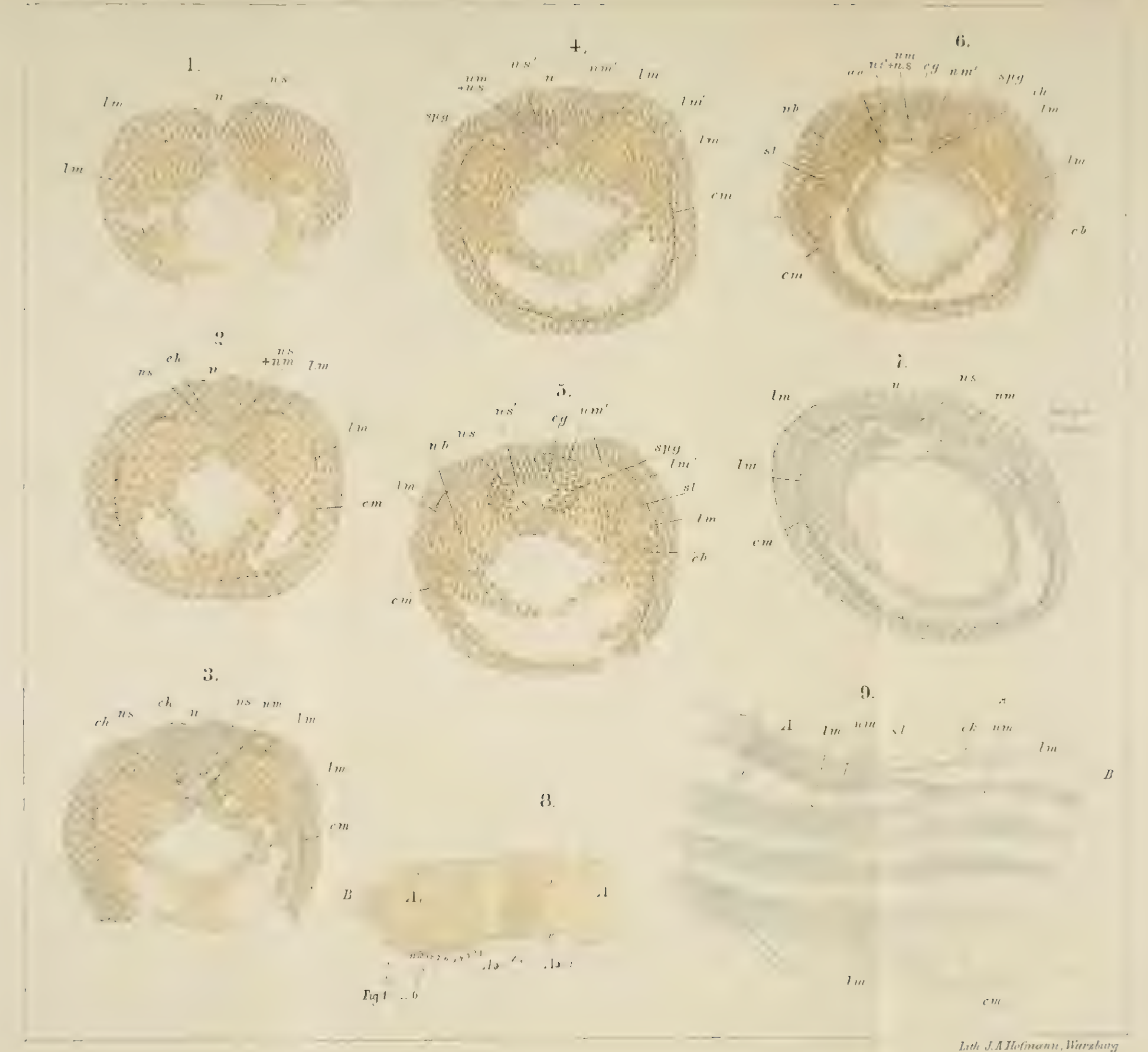






Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.



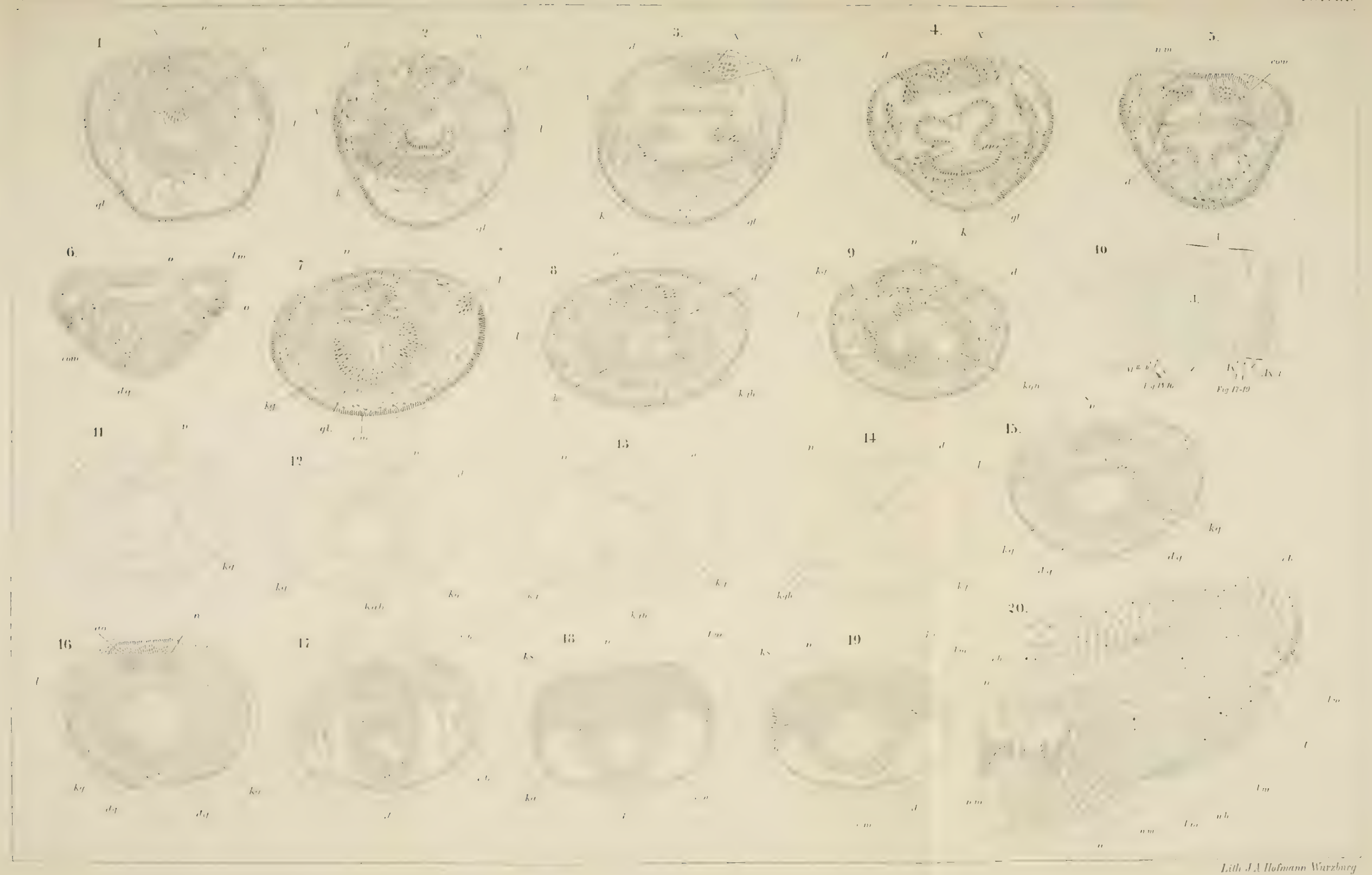


Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.



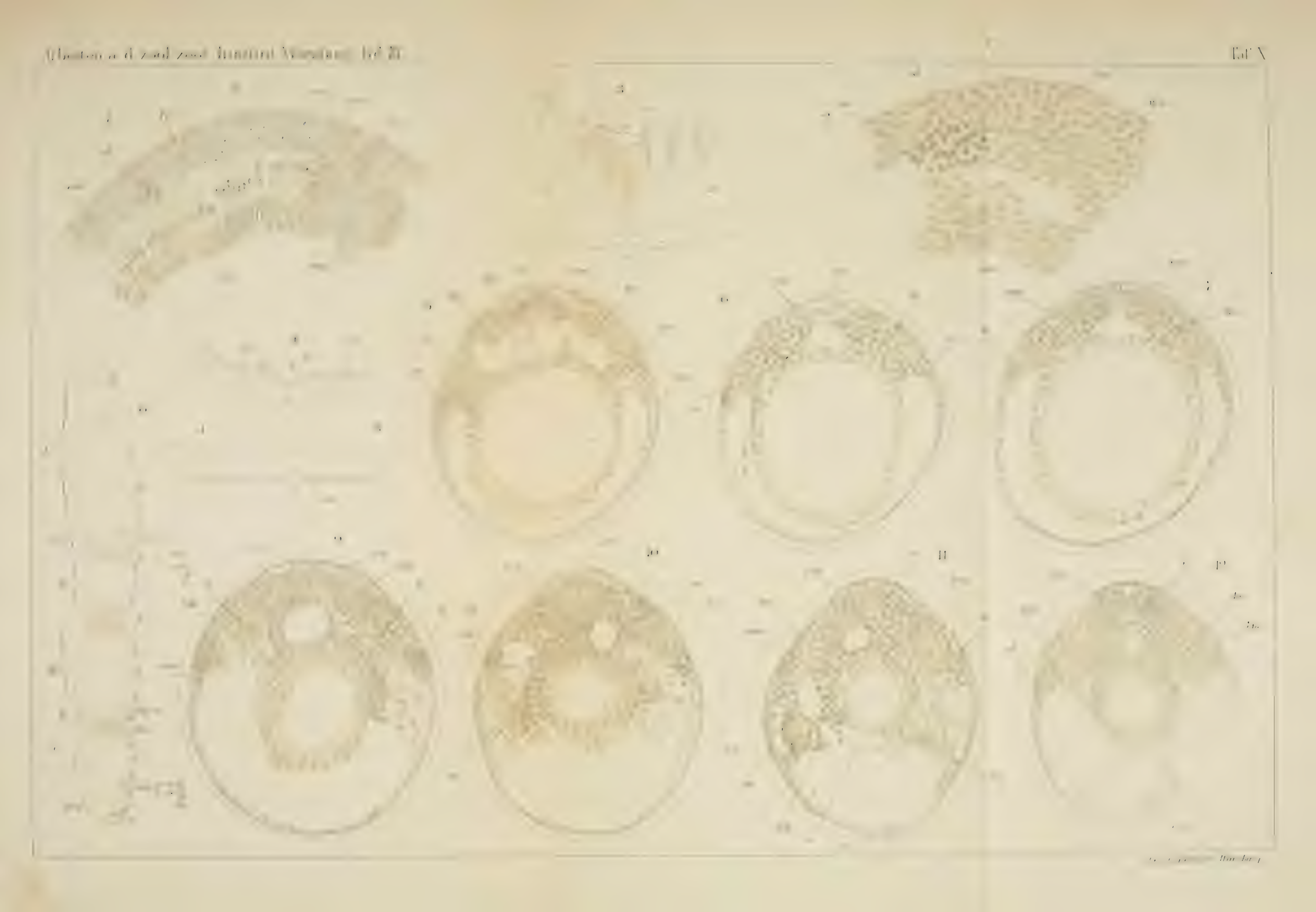
Lith. J.J. Hofmann, Würzburg



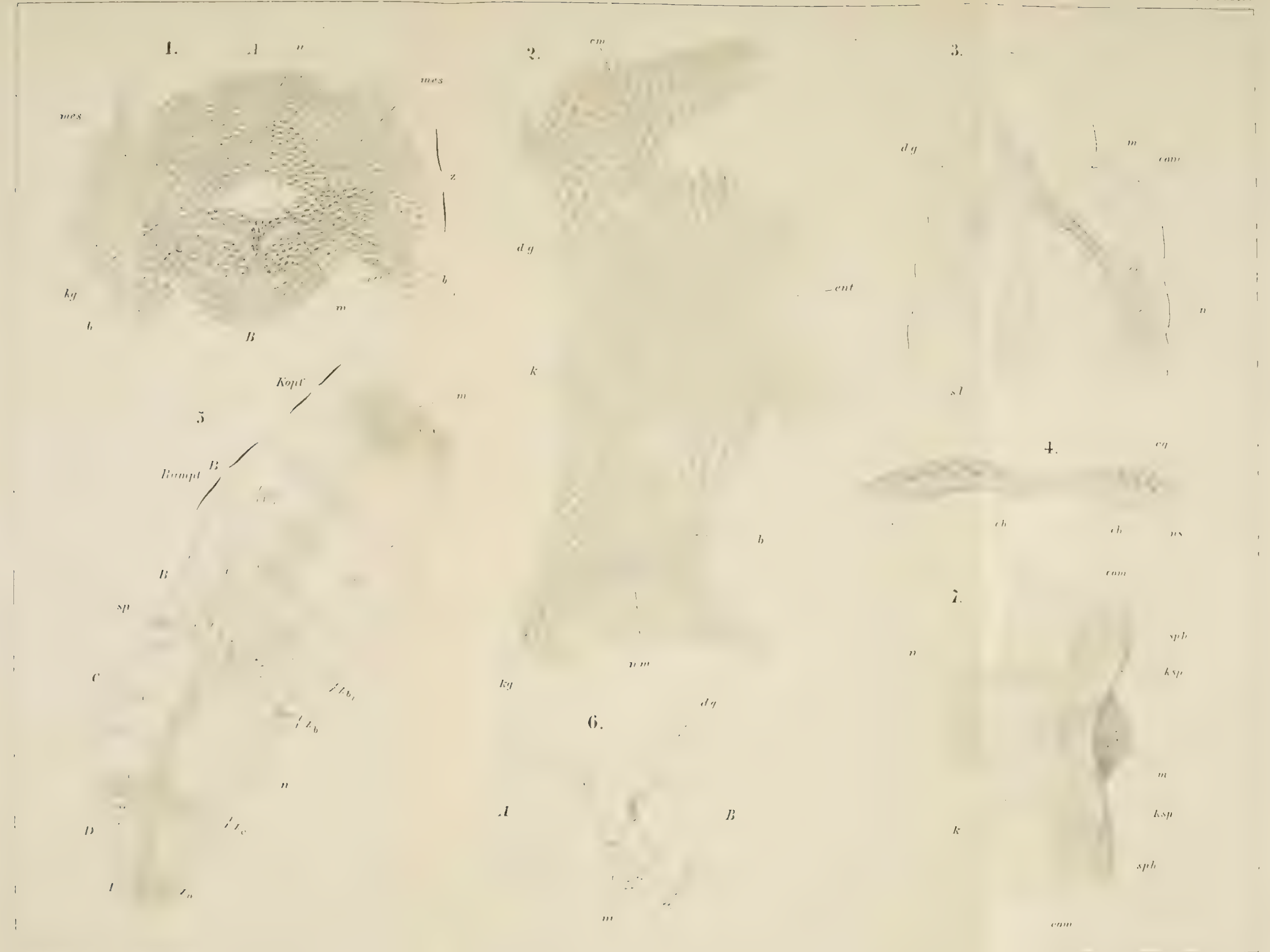


Lith. J. A. Hofmann Würzburg



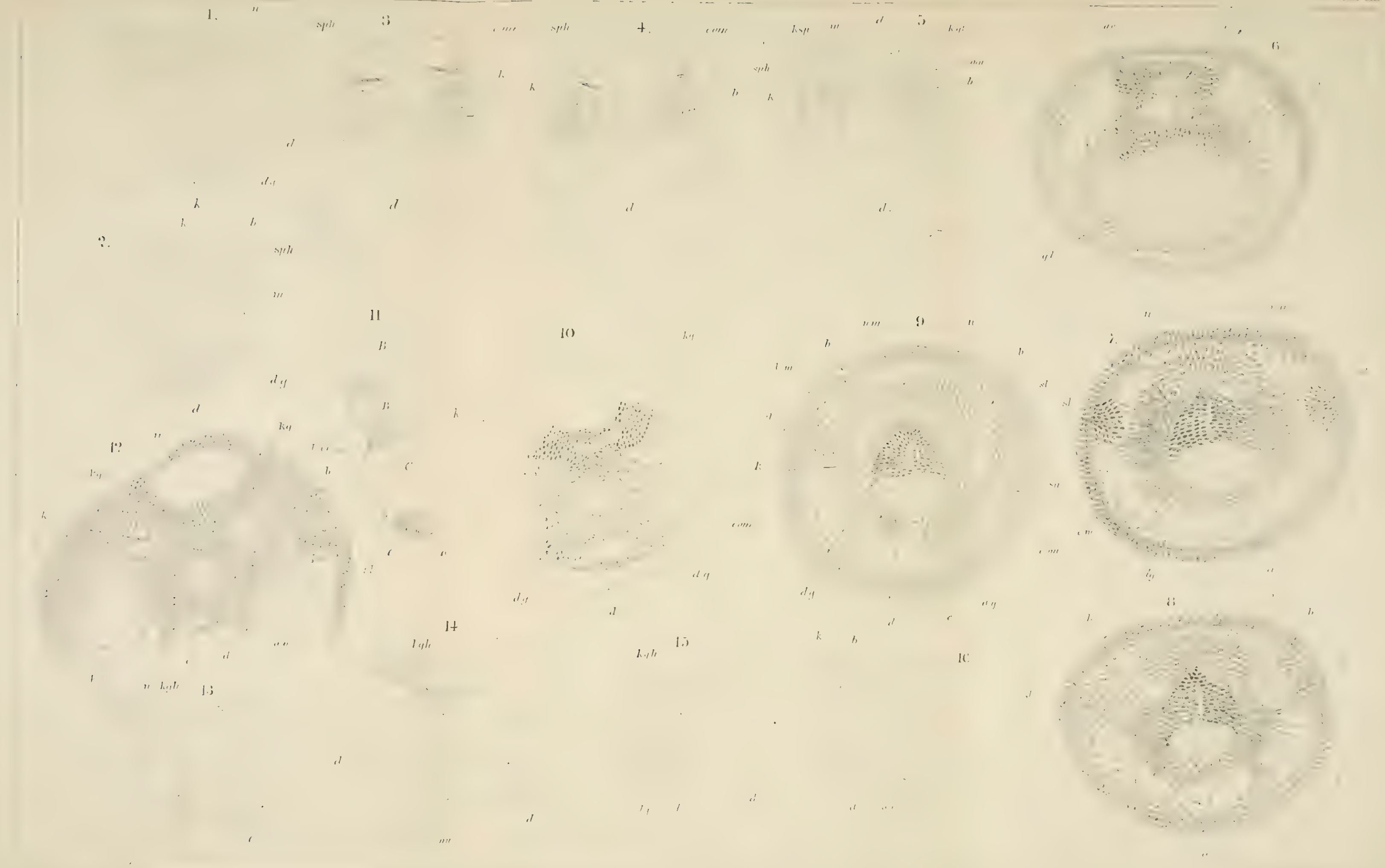




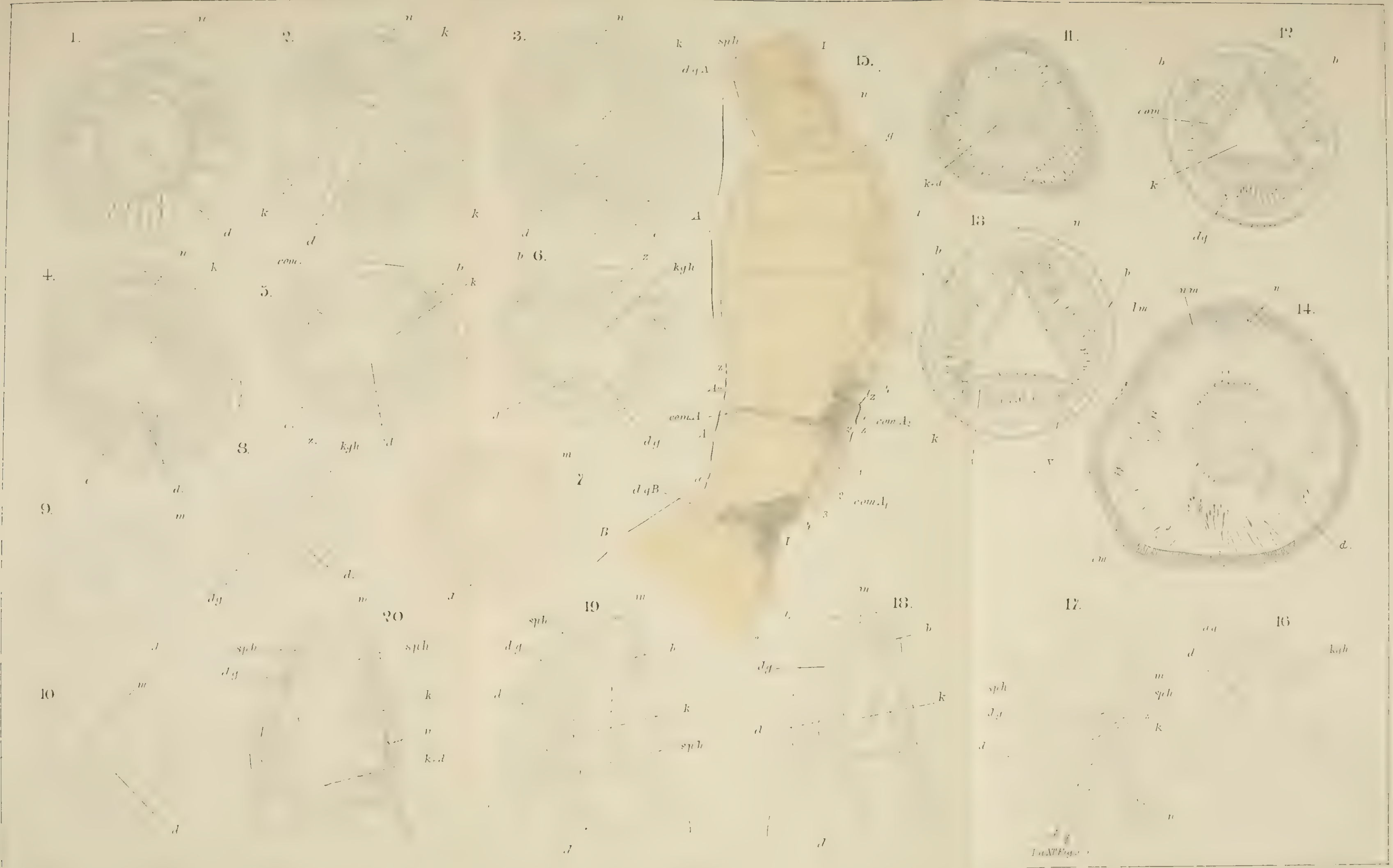


Lith. J. A. Hofmann Würzburg



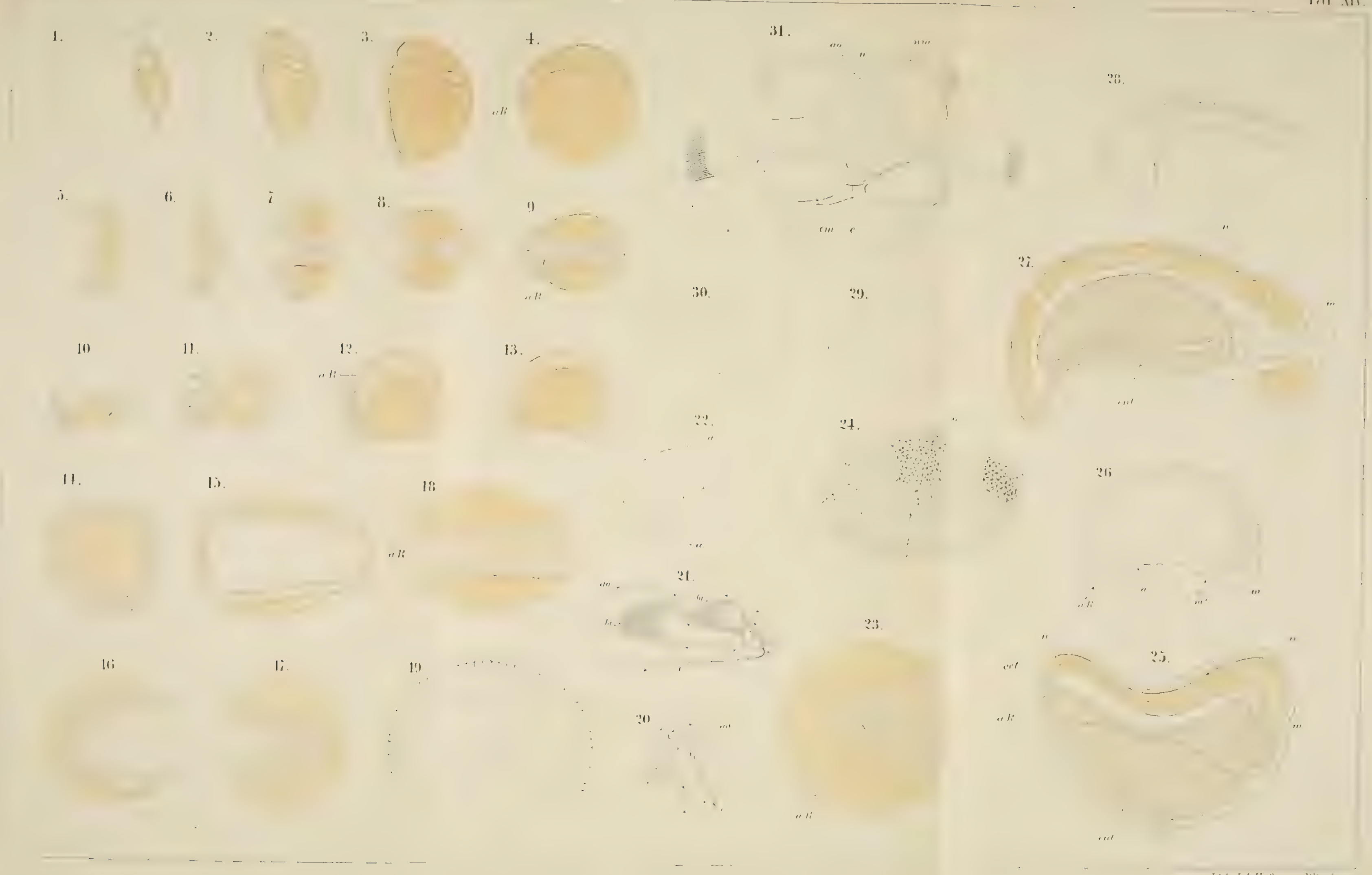






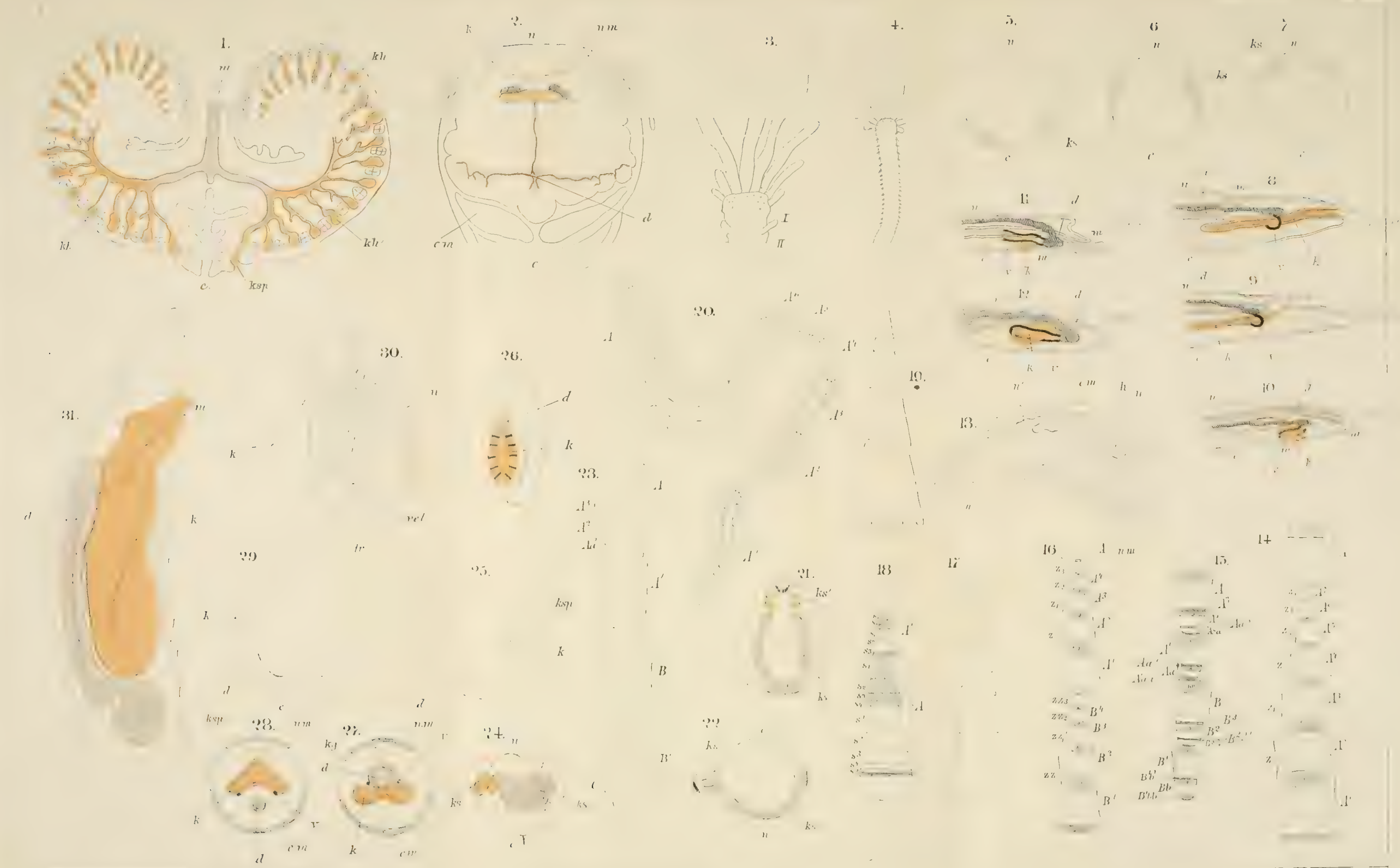
Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.





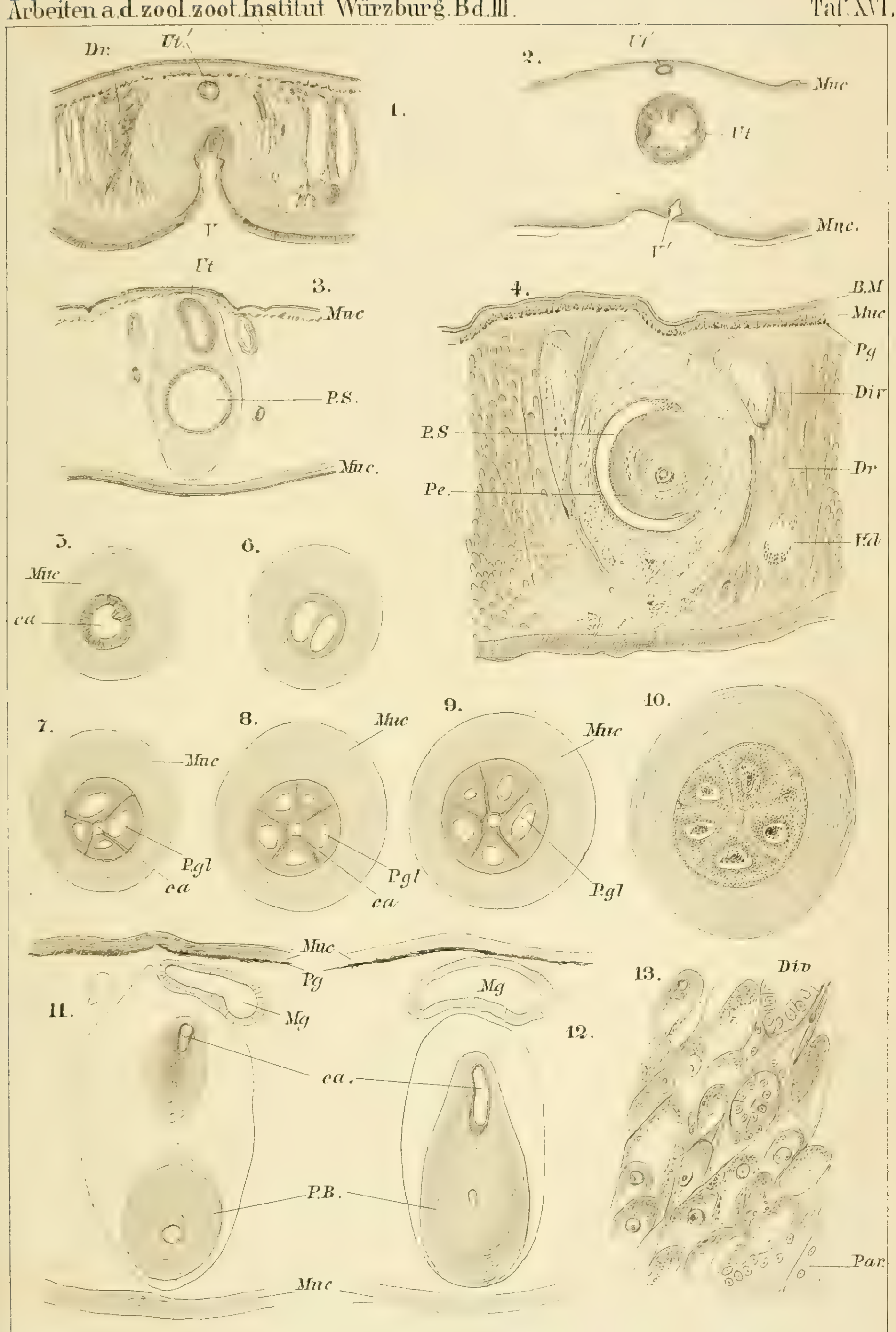
Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.



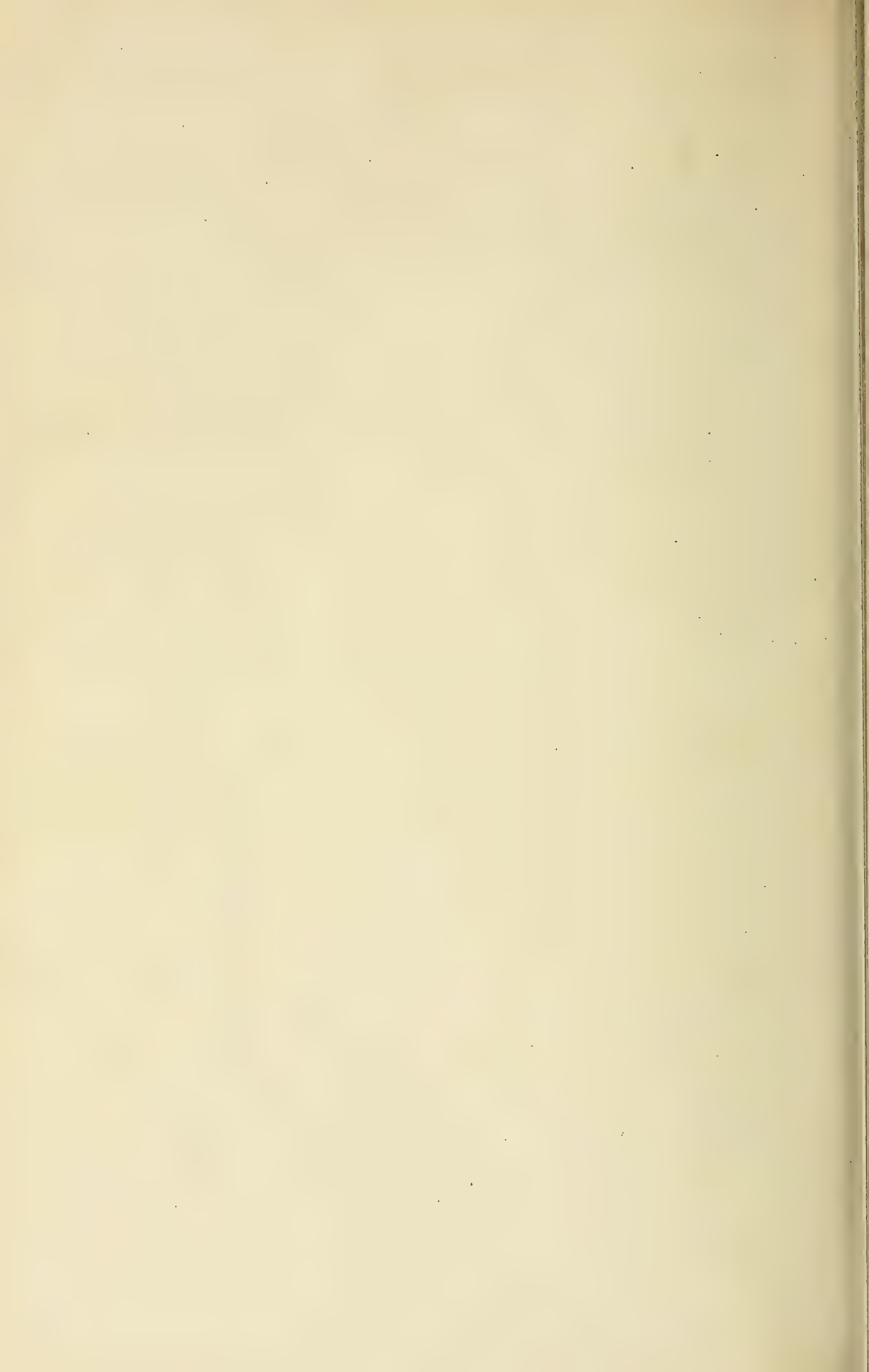


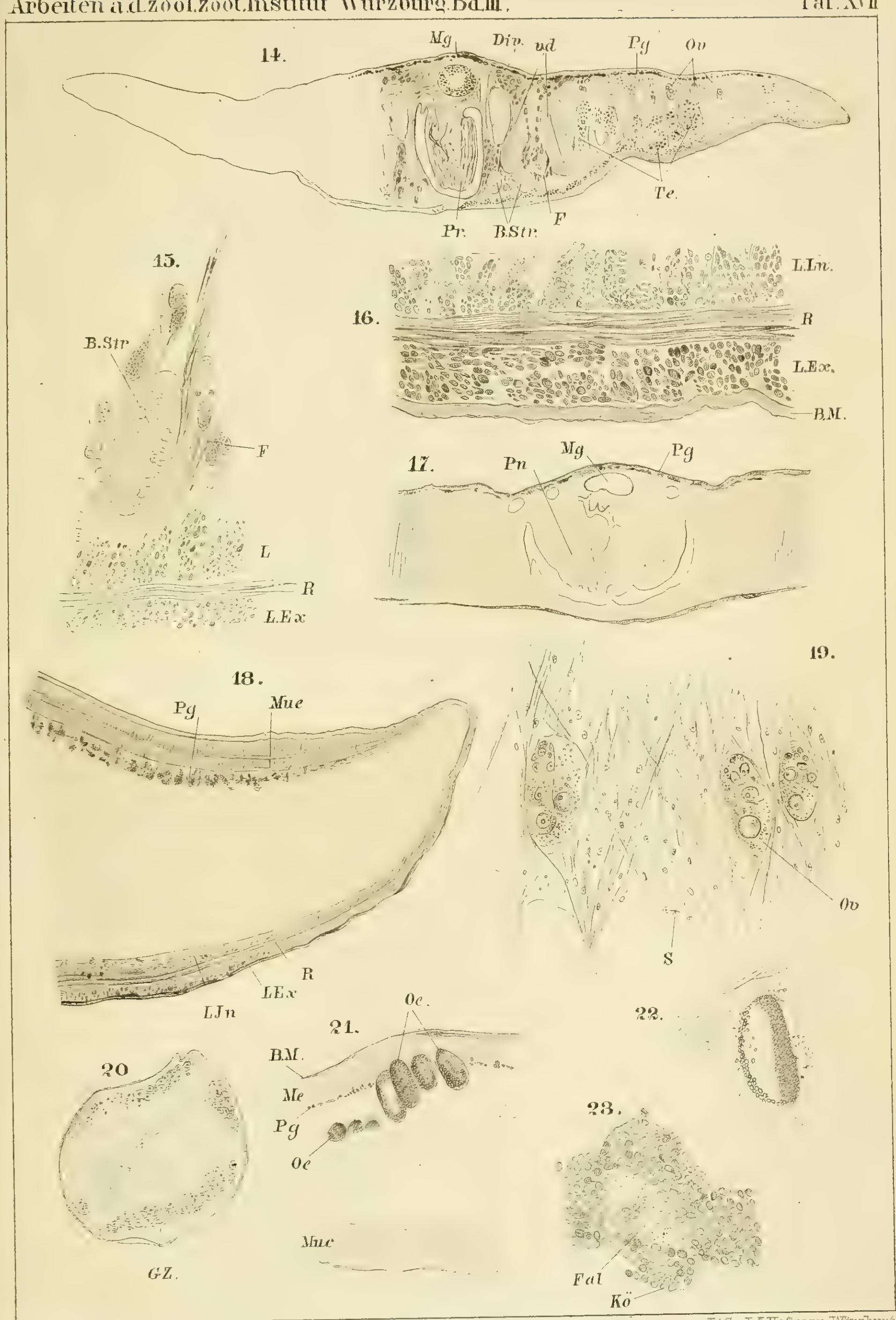
Lith.J.A.Hofmann, Würzburg





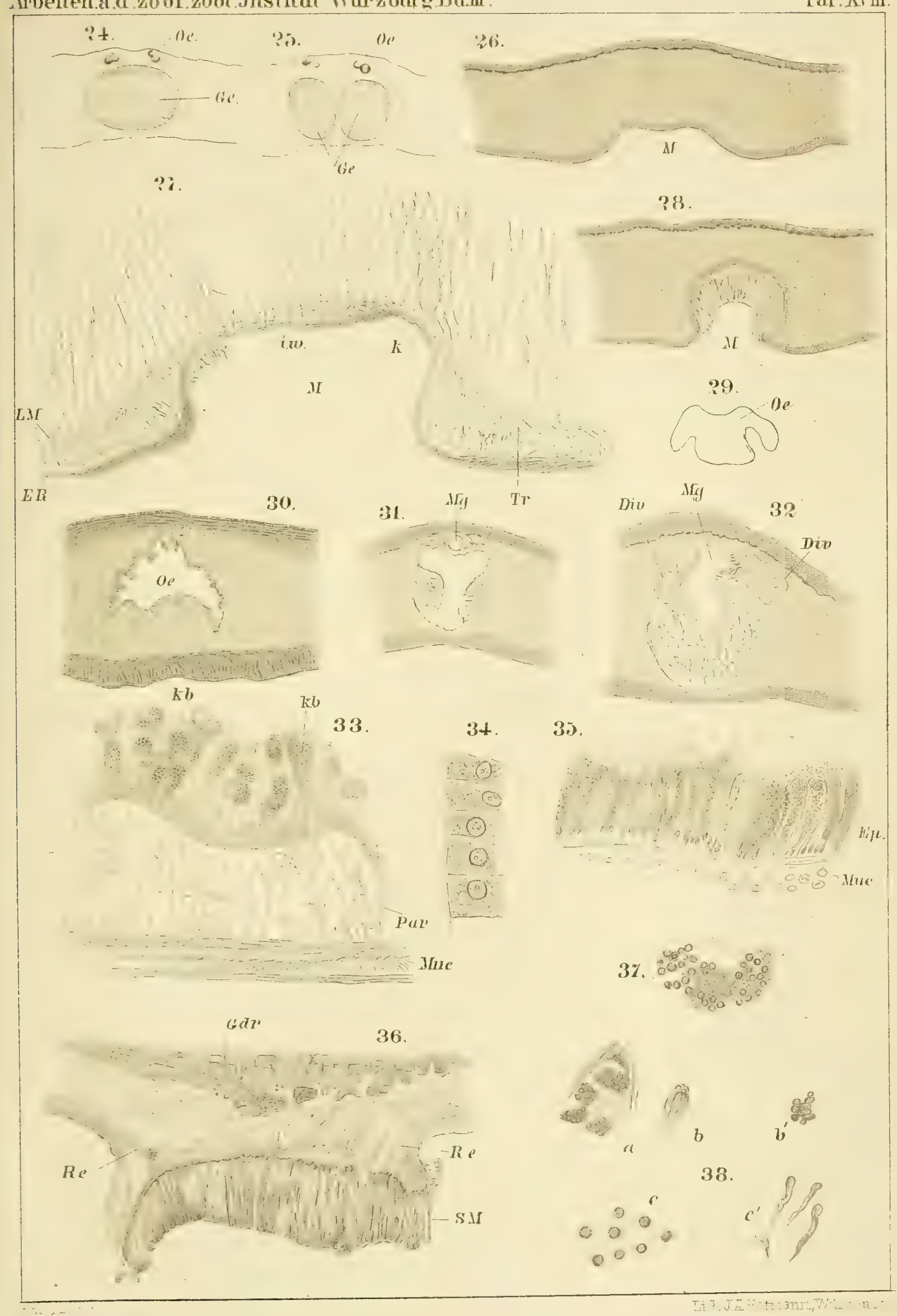
Minot, del.
Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.





Minot, del.
Lith. J.A.Hofmann, Würzburg.



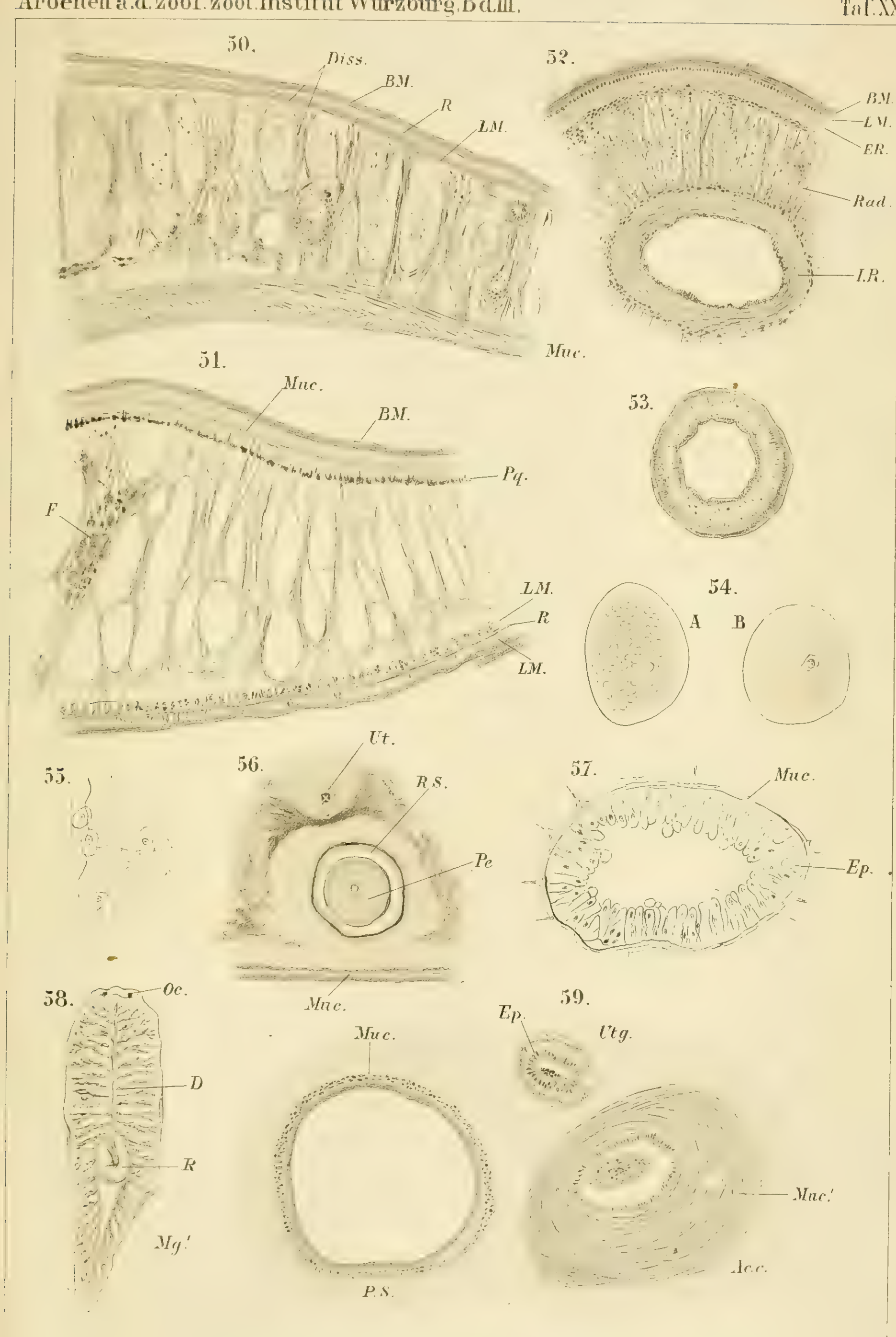

24.
Oe.
Ge.
25.
Oe
Ge
26.
M
27.
iw.
k
M
LM
ER
Tr
28.
M
29.
Oe
30.
Oe
kb
31.
Mg
32.
Div
Mg
Div
kb
33.
Par
Muc
34.
35.
Ep.
Muc
37.
36.
Gdr
Re
Re
SM
a
b
b'
38.
c
c'





M. . . del. Lith. J. A. Hofmann, Würzburg.

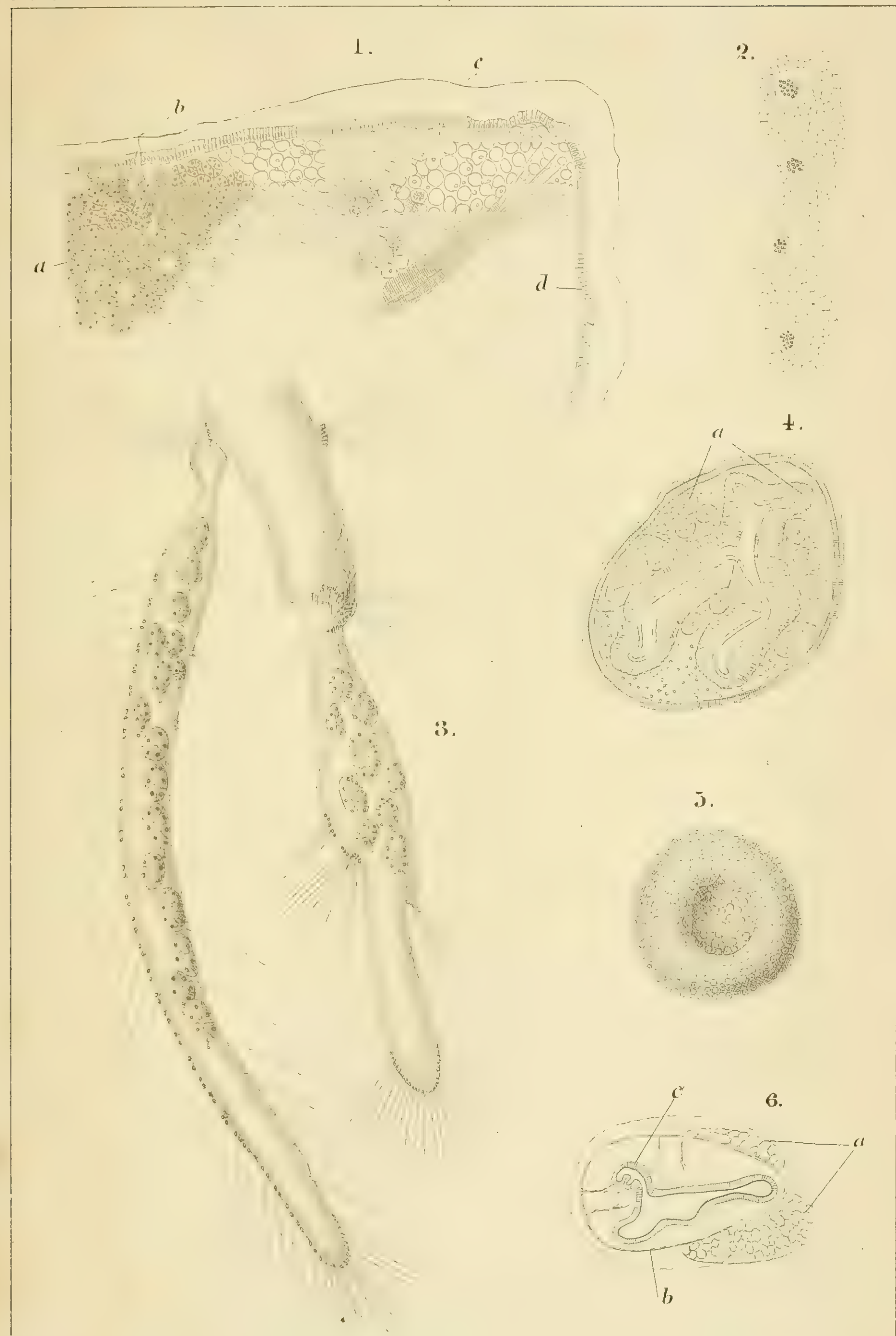




Minot del.

Lith. J.A. Hofmann, Würzburg.




1.
a
b
c
d
2.
3.
4.
a
5.
6.
a
b
c





